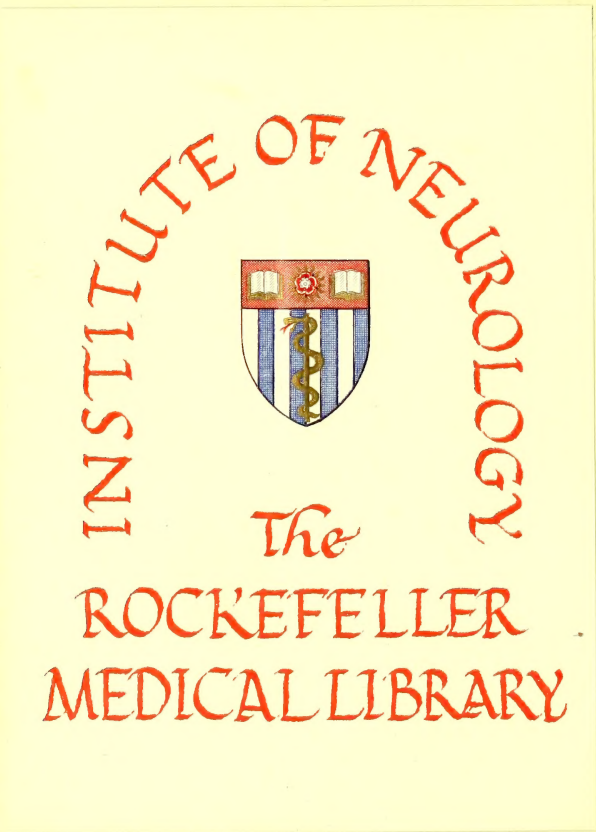
NATIONAL HOSPITAL QUEEN SQUARE

NATIONAL HOSPITAL
Not to be taken away



NATIONAL HOSPITAL LIBRARY
Not to be taken away.

TEXTURA DEL SISTEMA NERVIOSO

DEL

HOMBRE Y DE LOS VERTEBRADOS

Digitized by the Internet Archive
in 2014

https://archive.org/details/b21270855

TEXTURA DEL SISTEMA NERVIOSO

DEL

HOMBRE Y DE LOS VERTEBRADOS

ESTUDIOS SOBRE EL PLAN ESTRUCTURAL
Y COMPOSICIÓN HISTOLÓGICA DE LOS CENTROS NERVIOSOS
ADICIONADOS DE CONSIDERACIONES FISIOLÓGICAS
FUNDADAS EN LOS NUEVOS DESCUBRIMIENTOS

POR

S. RAMÓN CAJAL

Catedrático de Histología en la Universidad de Madrid.

Con numerosos grabados en negro y en color.

TOMO II

SEGUNDA PARTE

MADRID
IMPRENTA Y LIBRERÍA DE NICOLÁS MOYA
Carretas, 8, y Garcilaso, 6.
1904

Es propiedad del autor.

Es muy fácil reconocer en los cortes del tálamo, ya de Golgi, ya de Weigert, la posición y curso de este fascículo. Mientras el cordón de Meynert, la *stria thalami*, y las columnas del fornix son masas fibrosas compactas, el fascículo de Vicq d'Azyr, es un conjunto de haces finos que suben, apartándose en ángulos muy agudos, hasta dispersarse en el núcleo dorsal. Esta disposición en manojos, algo divergentes, hállase patente en la fig. 602, J, que reproduce un corte sagital del tálamo del ratón. En las secciones frontales, de que damos dos figuras reproducidas á au-

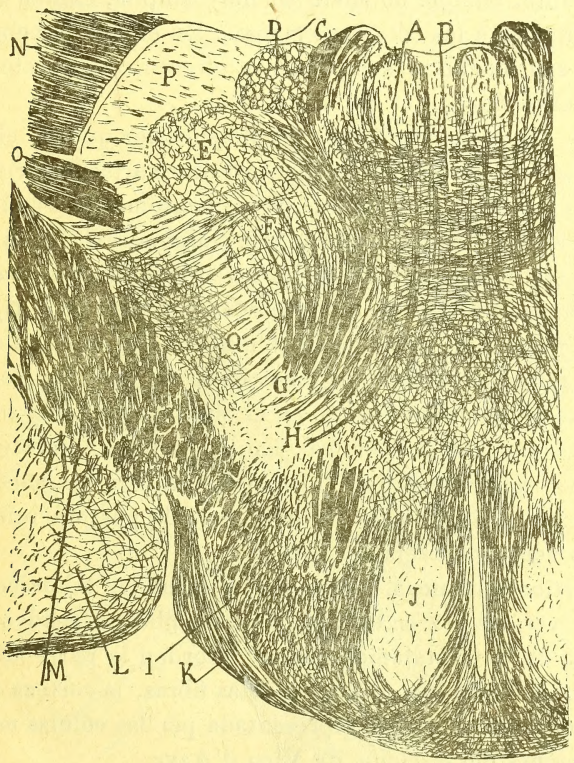


Fig. 594. — Corte frontal del tálamo del ratón.—G, cordón de Vicq d'Azyr; F y E, lóbulos superior é inferior del núcleo dorsal; D, foco angular ó de gruesas células; C, estría talámica; B, foco comisural interdorsal.

mentos diferentes (fig. 594, G y fig. 605, E), se advierte además que los fascículos más internos costean el lado interno del lóbulo inferior del foco dorsal, tocan al núcleo comisural anterior ó interdorsal, y, doblándose en ángulo obtuso, ganan la parte interna y superior del lóbulo supero-esterno. Un grupo de estas fibras internas tangenciales, parece abordar el núcleo angular.

Las arborizaciones libres de las fibras del haz de Vicq d'Azyr, hace

tiempo descubiertas por nosotros (1), son pobres y difusas en los animales recién nacidos; pero cuando se examinan en los de veinte á treinta días (fig. 591, B), se presentan modeladas en un plexo rico y sumamente característico, que recuerda bastante el formado por las fibras musgosas del cerebelo. La mayoría de las ramillas de la arborización se espesa, tornándose desigual, constituyendo en ciertos parajes grumos ó mazas de contorno áspero, de los cuales brotan hilos divergentes. No es raro notar que la maza y sus hilos dejan un hueco de poca extensión, en donde se aloja verosímilmente el arranque de una dendrita. Cada arborización en conjunto, aunque no suele ser muy amplia, exhibe varios huecos ó nidos destinados á las células nerviosas. En el gato y conejo, estas arborizaciones son mucho más extensas, y ofrecen un aspecto menos varicoso que en el ratón.

Células.— Más pequeñas en el lóbulo superior que en el inferior, se reconocen por la figura ovoidea y por ostentar varias dendritas delgadas, divergentes y fuertemente vellosas, y frecuentemente terminadas en penachos. Las situadas en el contorno gangliónico, exhiben á menudo forma de pera, con una superficie periférica limpia de dentritas, de la cual emana el axon fino y de dirección descendente (fig. 593, B). Los cortes sagitales del tálamo del ratón, permiten notar que los cilindros-ejes, brotados de las referidas células, ingresan en haces radiados, los cuales, tornándose dorso-ventrales, penetran en el cuerpo estriado y engendran un importante sistema tálamo-cortical. En la fig. 602, *k*, mostramos el conjunto de estas radiaciones, que forman ángulo con los haces del cordón de Vicq d'Azyr ó vía aferente, y atraviesan la porción inferior del foco rayado (foco ventral en reja de Nissl).

Fibras cortico-talámicas. — Los cortes frontales talámicos muy anteriores dejan ver, de vez en cuando, algunas fibras ascendentes que, desprendiéndose de la vía tálamo-cortical, abordan la parte lateral del foco en cuyo seno se ramifican. Merced á estas fibras, la corteza puede actuar sobre la articulación nerviosa representada por las células mencionadas y las arborizaciones del fascículo de Vicq d'Azyr.

Según veremos más adelante, cuando estudiemos el origen de este cordón aferente, el *foco dorsal* es un centro talámico subordinado al ganglio mamilar, del cual recibe cierta categoría todavía indeterminada de excitaciones sensoriales.

(1) *S. R. Cajal:* Apuntes para el estudio del bulbo raquídeo, etc., XII. Estructura del tálamo óptico, 1895.

GANGLIO DE LA HABÉNULA

Este pequeño núcleo, indicado hace ya mucho tiempo (1824) por Serres, mejor descrito por Stieda (1869) y Meynert (1870), es un acúmulo gris fusiforme, dirigido en sentido sagital, situado en la unión de la cara interna con la superior del tálamo, delante de la glándula pineal, y por debajo mismo del *tractus* blanco superficial llamado *stria thalami* ó freno del *conarium*.

Constituye el *ganglio de la habénula* un órgano esencial del entrecerebro, pues no falta en ningún vertebrado y hasta parece adquirir un vo-

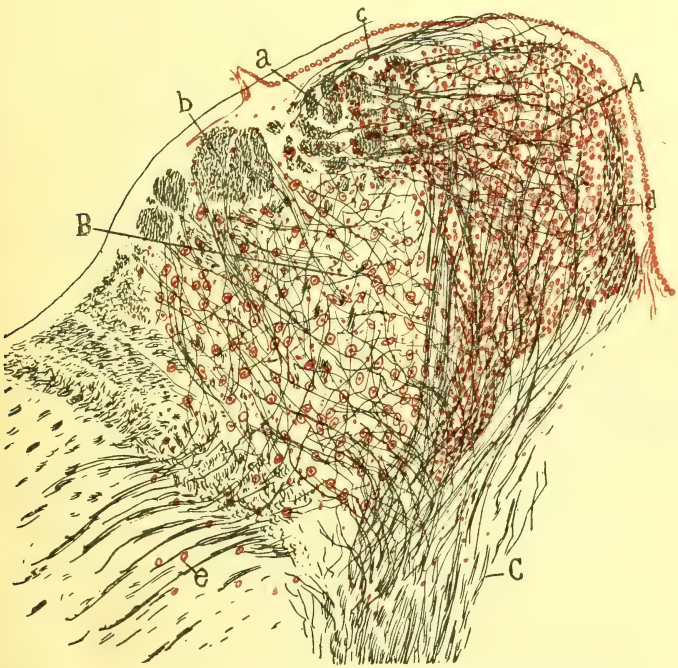


Fig. 595. — Corte frontal del ganglio de la habénula del cavia (método de Weigert-Pal). — A, foco interno ó de pequeñas células ; B, foco externo ; *a*, porción de la *stria thalami* cuyas fibras se arborizan en el foco interno ; *b*, porción destinada al núcleo externo ; C, origen del fascículo de Meynert.

lumen relativamente mayor en los animales inferiores que en el hombre. Según Edinger, este centro representa una dependencia del aparato olfativo; su volumen guarda, pues, relación con el del bulbo y corteza cerebral olfatoria. Semejante solidaridad anatómica, da cuenta de la pequeñez del foco habenular en el hombre y mamíferos microsmáticos.

La estructura y conexiones del foco de la habénula están hoy casi enteramente esclarecidas, gracias á las indagaciones de Meynert, de

Edinger (1), Mayser (2), Van Gehuchten (3), nuestro hermano (4) y nosotros (5). Meynert demostró primeramente el enlace del citado foco con el fascículo retroflejo ó de Meynert, pero á Van Gehuchten debemos la demostración de que las fibras de esta importante corriente proceden en los peces de las células del ganglio habenular y se terminan en el núcleo interpeduncular. Nuestros estudios, recaídos en los mamíferos, y confirmados por Kölliker, prueban que lo mismo ocurre en los vertebrados superiores donde, como es natural, aparecen también variaciones y perfeccionamientos en lo tocante á la morfología de las células y modo de arborización de los fibras.

En el ganglio de la habénula hay que estudiar cuatro factores: *las células, la vía centrípeta ó stria thalami, la comisura interhabenular y la vía centrífuga ó fascículo de Meynert.*

Células. — Según demostramos Nissl y nosotros, el foco habenular de mamíferos consta en realidad de dos acúmulos grises íntimamente unidos: *el pequeño ó interno*, formado por células diminutas, y *el grande ó externo*, construído de neuronas de mediana talla. Ambos núcleos son fusiformes, disminuyendo de espesor hacia adelante y terminando en punta, después de marchar paralelos y de costear el lado profundo de la *stria thalami* (fig. 595).

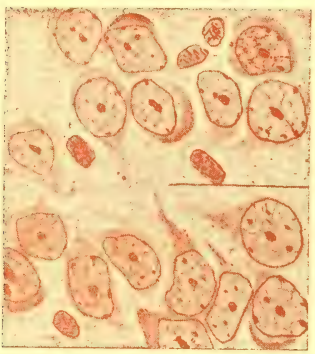


Fig. 596.—Células del ganglio habenular del conejo (foco interno). — A, células; B, glomérulos ó plexos intercalares. (Método de Nissl).

a) Células del foco interno. — Vistas en los preparados de Nissl ó del carmín, exhiben el mismo aspecto que los granos del cerebelo, es decir, que son pequeñísimas (de 10 á 15 μ), mostrando protoplasma escaso, y casi enteramente incolorable por las anilinas básicas, núcleo esférico, rico en cromatina, dentro del cual se divisa un nucleolo cromático, suspendido en medio de un retículo pálido. En algunas células, el núcleo, á manera de los granos cerebelosos, muestra,

(1) *Edinger*: Untersuchungen über die vergleichende *Anatomie der Gehirns*, *II*, *Das Zwischenhirn*, 1892.

(2) *Mayser*: Vergleichend anatomische Studien ueber das Gehirn der Knochenfische mit besonderer Berucksichtigung der Cyprinoiden.—*Zeitschr. f. wiss Zool.*, Bd. 36, 1882.

(3) *Van Gehuchten*: Contribution à l'étude du système nerveux des téléostéens. *La cellule*, t. X, 1893.

(4) *P. Ramón Cajal:* Investigaciones micrográficas en el encéfalo de los batracios y reptiles, etc. Zaragoza, 1894.

(5) *S. R. Cajal:* Estructura del ganglio de la habénula de los mamiferos.—*Anal. de la Sociedad. españ. de Histor. natural*, tomo XXIII, 1894.

además del nucleolo, varios grumos de nucleína esparcidos por el armazón nuclear (fig. 596, A). Los somas forman islotes ó series irregulares entre los cuales existen unos espacios claros donde concurren las dendritas *(glomérulos habenulares)* (fig. 596, B).

El cromato de plata aplicado en el perro, gato y conejo, nos presenta estos elementos bajo un aspecto sumamente característico. Como se ve en la fig. 597, A, el soma afecta forma estrellada, en huso ó pera; las dendritas, en número de 2, 3 ó más, son cortas, vellosas, marchan divergiendo en todas direcciones y se resuelven á corta distancia en penachos

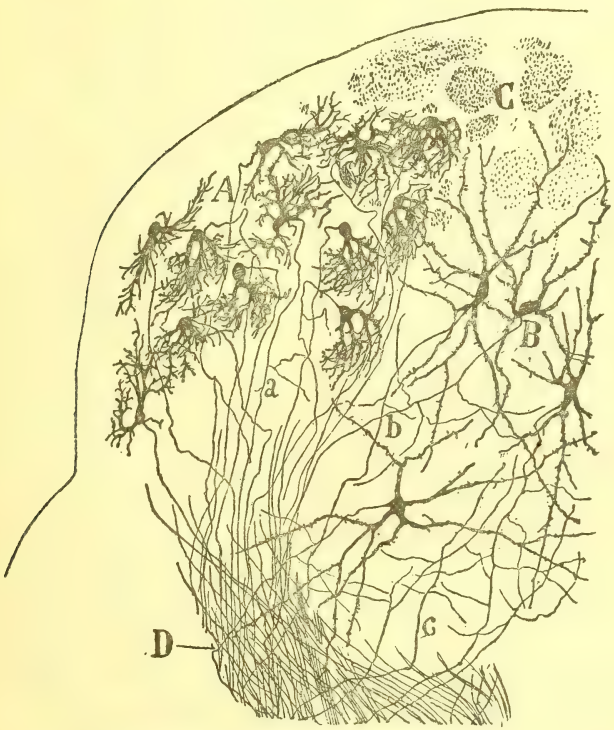


Fig. 597. — Corte frontal de los dos focos habenulares del perro. — A, interno; B, externo; C, estría talámica; D, fascículo de Meynert.

ó plexos sumamente complicados, que recuerdan bastante las borlas terminales de las células empenachadas del bulbo olfatorio, y los elementos de los focos de Goll y Burdach del bulbo raquídeo. Estas borlas concéntranse especialmente en los citados espacios claros ó *glomérulos habenulares*.

El cilindro-eje es fino, y brota comunmente del cuerpo celular, rara vez de una expansión protoplásmica. En las células adultas, ó casi adultas, su curso es complicado; á menudo asciende para descender después; otras veces se dirige hacia adentro ó hacia afuera, doblándose ul-

teriormente para hacerse vertical ; en todo caso, después de un trayecto variable, gana la parte inferior y externa del ganglio, é ingresa en el fascículo de Meynert. En el conejo y ratón de pocos días, el curso del cilindro-eje es menos complicado, dirigiéndose desde luego hacia afuera y abajo. Colaterales del axon sólo hemos visto en el gato y perro, en donde se ramifican y pierden en el espesor mismo del foco interno, como poniéndose en conexión con sus células ; sin embargo, la mayoría de dichas fibras carecen de ramillas iniciales. Una vez que dichos cilindros-ejes ingresan en el haz retro-reflejo, conservan su individualidad en la mayor parte de su trayecto.

Células del foco externo. — Examinadas en cortes coloreados por el método de Nissl, adviértese que son más grandes (de 20 á 26 μ) que las del foco precedente, poseen forma en huso ó poligonal y están separadas por plexos intersticiales extensos. El protoplasma exhibe finos gránulos cromáticos que se extienden también al arranque de las dendritas. Además de los corpúsculos voluminosos, los citados preparados contienen otros más diminutos de protoplasma escaso, pálido y casi invisible, los cuales pertenecen verosímilmente á los de axon corto (figura 598).

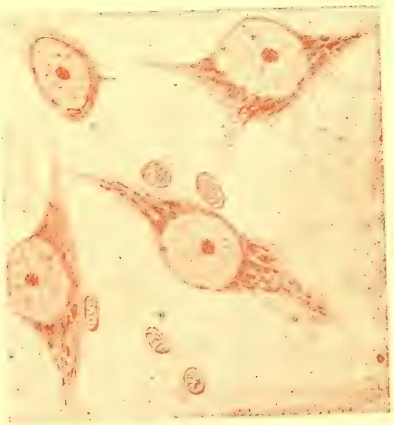


Fig. 598. — Células del foco habenular externo del conejo. Método de Nissl.

Según se advierte en la figura 597, B, las dendritas de las células mayores, coloreadas por el cromato de plata, son largas, vellosas, sobriamente ramificadas y semejantes á las de los corpúsculos ordinarios del tálamo. Tales elementos, muy abundantes en el centro y en la región inferior del ganglio, yacen entremezclados con manojos de fibras meduladas antero-posteriores en la porción supero-externa del mismo, fibras correspondientes á la mitad externa de la *stria medullaris thalami.*

El cilindro-eje de algunas de estas células es grueso, suministra tres, cuatro ó más colaterales, distribuídas en el espesor mismo del núcleo externo, y, después de un trayecto variable, ingresa en el fascículo de Meynert, donde destaca por su relativo espesor de las otras fibras constitutivas, que son delgadas y provienen, como dejamos dicho, de los pequeños corpúsculos del ganglio interno. Otros elementos emiten cilindros-ejes que se dirigen hacia afuera y aun hacia arriba, suministrando un gran número de colaterales ramificadas y terminadas entre los cuer-

pos celulares ; pero no habiendo podido seguir dichas expansiones funcionales durante un trayecto suficiente, no podemos decir si se comportan como las de las demás células, contribuyendo á formar el fascículo de Meynert, ó si llevan un camino diferente. Estas fibras externas ¿constituyen acaso una vía central destinada al cerebro y homóloga de la *tálamo-cortical* de otros núcleos talámicos? Lo ignoramos. A decir verdad, en los preparados Weigert-Pal, hemos sorprendido muchas veces fibras

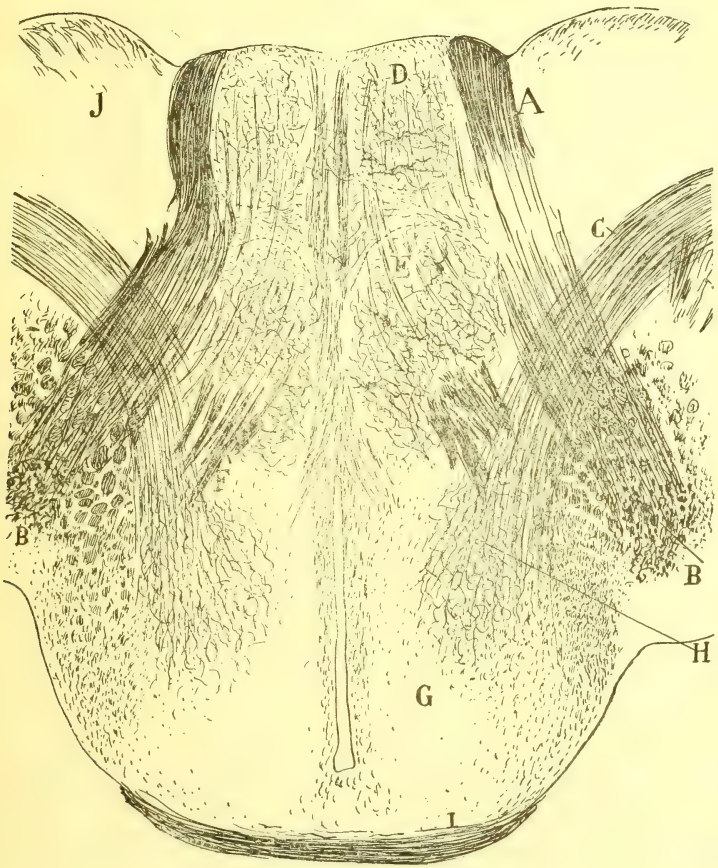


Fig. 599. — Corte frontal del cabo anterior del tálamo del ratón de diez días. — A, *Stria thalami* ; B, vía olfativa frontal ; C, *thenia* semicircular ; F, columnas anteriores del fornix ; H, foco de la estría semicircular ; J, asta de Ammon ; I, kiasma.

relativamente espesas que desprendiéndose de la cara lateral é inferior del ganglio externo (fig. 595, *e*), se incorporaban á manojos arciformes de origen cortical ; mas tales conductores podrían ser también tubos descendentes ó cortico-talámicos, no coloreados por accidente en nuestros preparados de Golgi.

La manera cómo los axones del foco externo se reunen para colaborar

en la formación del cordón retro-reflejo ó de Meynert, se reconoce muy bien en los cortes sagitales paralelos al foco (fig. 602, D). En el arranque de este cordón repáranse tres porciones : una central, que proviene de la cabeza del ganglio habenular; otra posterior, dispuesta en cinta ó hacecillo sagital que costea la cara ventral del foco y se extiende hasta el cabo anterior del mismo (fig. 602, *e*); y otra posterior, que recoge los axones más caudales, aproximándose mucho á la comisura interhabenular (fig. 602, *c*).

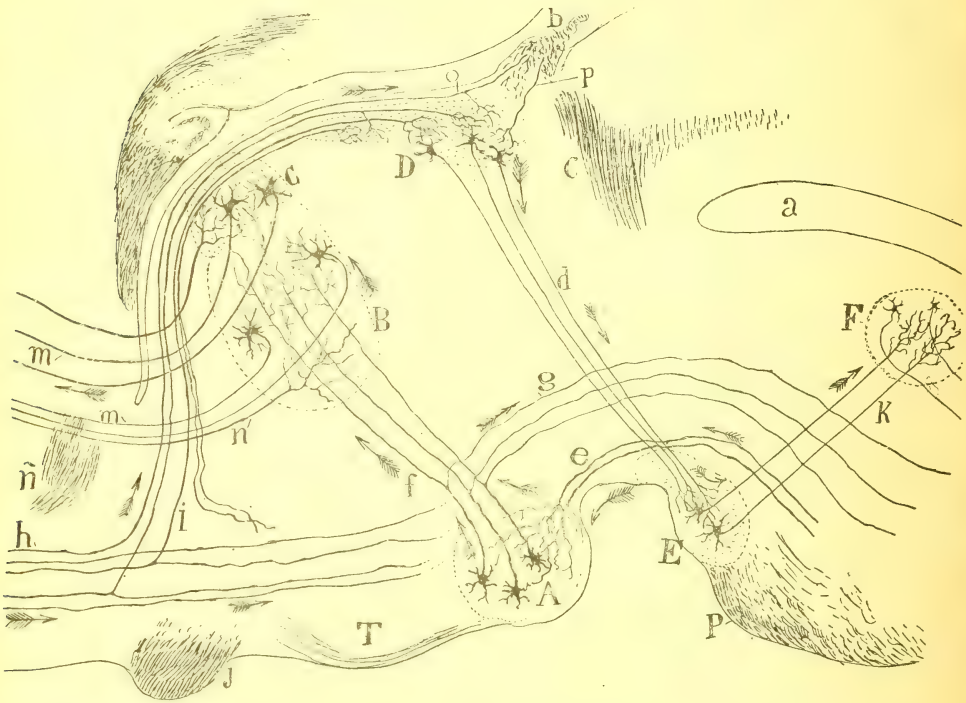


Fig. 600.— Esquema del conjunto de las vías del aparato mamilar, ganglio de la habénula y núcleo talámico-dorsal.—A, núcleo mamilar interno; B, núcleo dorsal del tálamo; C, segmento superior de este foco; D, ganglio de la habénula; E, foco interpeduncular; F, núcleo tegmental dorsal; J, kiasma; *a*, acueducto de Sylvio; *b*, comisura interhabenular; *c*, comisura posterior; *d*, fascículo retroflejo ó de Meyner; *e*, pedúnculo del cuerpo mamilar; *f*, haz de Vicq d'Azyr; *g*, fascículo de la calota de Gudden; *i*, *stria thalami*; *h*, vía de proyección olfativa; *n*, fibras cortico-talámicas; *m*, fibras talamo-corticales; *o*, fibra de la *stria* que va á la comisura interhabenular para ramificarse en el foco contralateral; *p*, fibra llegada del otro lado.

Fibras sensoriales ó centrípetas.—Como la mayoría de los núcleos talámicos, el de la habénula posee una vía aferente sensorial, que los autores estiman unánimemente como de naturaleza olfativa, por emanar del tubérculo olfativo y acaso del pedículo del bulbo olfatorio. Esta vía es la *stria* ó *thenia thalami*, bien conocida de los neurólogos.

Semejante cordón, sumamente robusto, consta en su origen, según he-

mos demostrado nosotros (1), de fibras colaterales y terminales, desprendidas de una gran corriente centrífuga sagital, designada vía de proyección olfativa frontal (*radiaciones olfativas profundas* de Dèjerine y otros). Existen también algunas fibras cuya fuente no hemos podido determinar y que ingresan en la *stria* por detrás. En la fig. 599, A, mostramos un corte frontal del cabo anterior del tálamo del ratón, en que aparece claramente la continuación de la vía aferente habenular con la corriente olfativa yacente en este animal, así como en el conejo, en el segmento inferior del pedúnculo cerebral, entre los contingentes de la vía motriz, que se torna ascendente, y los numerosos haces llegados del septo lúcido. Repárese cómo los hacecillos de la estría se remontan por entre haces sagitales de substancia blanca, y cómo, ascendiendo por fuera de las columnas del fornix, ganan el contorno anterosuperior del tálamo, para correr después en sentido frontocaudal y asaltar los dos focos de la habénula (fig. 599, A). En la fig. 600, *i*, mostramos esquemáticamente el trayecto entero de esta vía. Los contingentes que la estría talámica recibiría de las columnas anteriores del fornix (Ganser, Schwall, Forel, Honneger, Lotheisen, Kölliker, etc.), así como los procedentes del *septum lucidum* por el intermedio del *haz septo-thalamico* (Lotheisen, Kölliker, etc.) y los arribados de la *thenia semicircularis* (Reil, Luys, Honneger, etc.) no aparecen teñidos en nuestros preparados de los pequeños mamíferos. Su existencia es, pues, algo problemática.

Conforme se ve en los cortes frontales de la habénula, las fibras de la estría ocupan, reunidas en manojos, la porción supero-externa del ganglio, desde cuyo paraje se desprenden, ganando el espesor de la substancia gris y engendrando un plexo medular bien perceptible en los preparados de Weigert-Pal, sobre todo al nivel del foco externo. Los preparados de Golgi colorean bien la porción terminal no medulada de estos conductores, mostrándonos que la arborización final afecta forma diferente en cada foco.

Arborizaciones del foco interno. — Son sumamente características, no pudiendo confundirse con las de ningún centro nervioso. En vez de ramificaciones amplias y flojas, observamos aquí una arborización riquísima, notablemente tupida, de ramitas fuertemente varicosas y tan próximas, á veces, que á nada pueden compararse mejor que á los plexos apretados que rodean las células de Purkinje del cerebelo (fig. 601). Hay parajes en que la arborización se presenta como un nido de maleza en donde es imposible discernir el origen y la terminación de las fibrillas se-

(1) *S. Ramón y Cajal:* Plan de estructura del tálamo óptico. Conferencia dada en la Facultad de Medicina de Madrid, el día 28 de Abril de 1903, con ocasión del Congreso médico internacional. *Revista de Medicina y Cirugía prácticas.* Mayo, 1903.— Véase también: Estudios talámicos. *Trabajos del Laboratorio de Investigaciones biológicas, etc.* Tomo II, fascículo 1, 2 y 3, 1903.

cundarias. Por lo común, antes de emitir las ramas terminales, la fibra se espesa; luego suministra dos ó tres ramas que no tardan en resolverse en verdaderos penachos de hilos granulosos, varicosos, llenos de excrecencias ó apéndices filiformes é íntimamente entremezclados. En cada arborización aparecen tres ó cuatro huecos correspondientes al soma de otras tantas pequeñas neuronas; pero nos ha parecido que la mayoría de las franjas ó penachos finales se entremezclan íntimamente con las arborizaciones dendríticas de las células, contribuyendo á formar los glomérulos habenulares, es decir, ciertos plexos densos é intrincados, donde concurren también, á semejanza de los glomérulos ó islotes cerebelosos, las arborizaciones dendríticas. En ocasiones, las fibras nerviosas emiten, á más de la arborización principal, alguna ramilla colateral inicial, también destinada á plexos pericelulares. Por lo demás, el aspecto de los susodichos plexos nerviosos varía poco en los animales estudiados (gato, perro, conejo); lo único que cambia es la extensión de las ramillas emanadas de una sola fibra.



Fig. 601. — Corte transversal del foco de la habénula del conejo. — A, arborizaciones de la estría talámica para el foco interno; *b*, estría; *e*, cordón de Meynert.

Las fibras arborizadas en el foco interno provienen de los manojos más internos de la *stria;* los externos conságranse al foco externo. Semejante independencia terminal de ambas porciones de la corriente aferente, enseñan que la *stria* no es un órgano simple, sino un sistema complejo, cada uno de cuyos contingentes, interno y externo, podría reconocer origen diferente.

Arborizaciones del foco externo.— Según dejamos consignado, el foco externo representa la estación terminal de los contingentes laterales de la estría talámica, los cuales, según aparece en la fig. 602, B, y al revés de lo que ocurre en el núcleo interno, se descomponen en arborizaciones finas, laxas y extensas, engendrando un plexo intersticial continuo y de gran complicación. Falta aquí la disposición en islotes ó plexitos separa-

dos que hemos hallado en el foco interno, de donde debemos inferir que la corriente nerviosa aportada por cada tubo se propaga á casi todas las células del ganglio, en vez de encauzarse, como en el foco externo, á lo largo de un corto número de axones del cordón retro-reflejo.

Esta difusión de la arborización terminal, es todavía más extensa de lo que el examen de los cortes transversales hace presumir. En efecto, cuando se observan secciones sagitales bien impregnadas del tálamo del ratón ó conejo, nótase que todos ó la mayoría de los conductores de la estría consignados al foco externo, emiten durante su curso sagital (cada

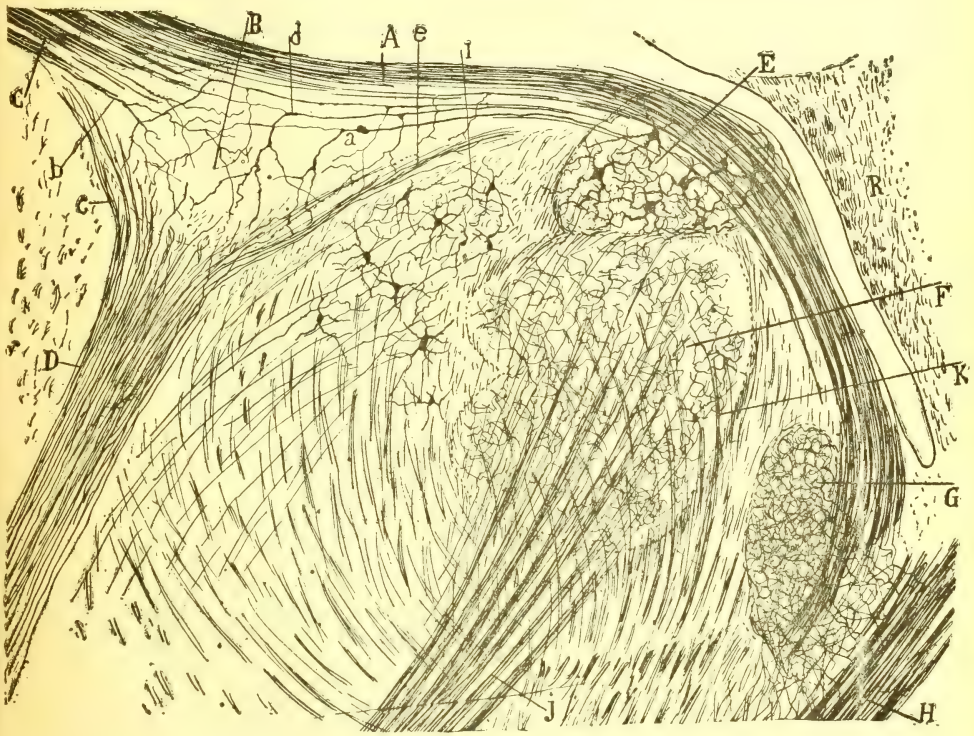


Fig 602.—Corte sagital del tálamo del ratón de pocos días. — A, *stria thalami*; B, foco habenular externo; C, fibras destinadas á la comisura interhabenular; D, fascículo de Meynert; J, cordón de Vicq d'Azyr; F, K, focos del núcleo talámico-dorsal; G, núcleo de la *stria thalami*.

tubo puede tener tres ó más ramillas de este género), colaterales que pueden contraer relación con todas las pléyades nerviosas de que consta el ganglio en su largo trayecto fronto-caudal. A veces, después de suministrar varias colaterales recias, queda el tubo reducido á finísima ramilla, que se agota en el cabo posterior del foco (fig. 602, *a*).

Comisura interhabenular. — Trátase de un cordón superficial de fibras transversales, colocado por delante y debajo de la glándula pineal, y que parece juntar entre sí las dos habénulas, así como ambas estrías talámi-

cas. A pesar del nombre que lleva y otros más antiguos que anunciaban una conexión con la glándula pineal (*frenos de la glándula pineal*, *pedúnculo anterior de la misma* de Willis, Vicq d'Azyr, etc.), esta vía transversal no recibe ninguna fibra de la epífisis ni de la habénula; representa pura y simplemente, según resulta de recientes observaciones nuestras, un cruzamiento parcial de ambas estrías talámicas, cada una de las cuales consta en realidad de tres contingentes fibrilares: *externo*, arborizado en el foco externo; *interno*, ramificado en el interno; y *comisural*, que después de cruzar la línea media, formando la vía que nos ocupa, se reparte y termina en los focos habenulares del opuesto lado. Según aparece en la fig. 602, *d* y en el esquema de la fig. 602, *o*, algunos — quizá todos — tubos decusados suministran, antes del cruce, colaterales para

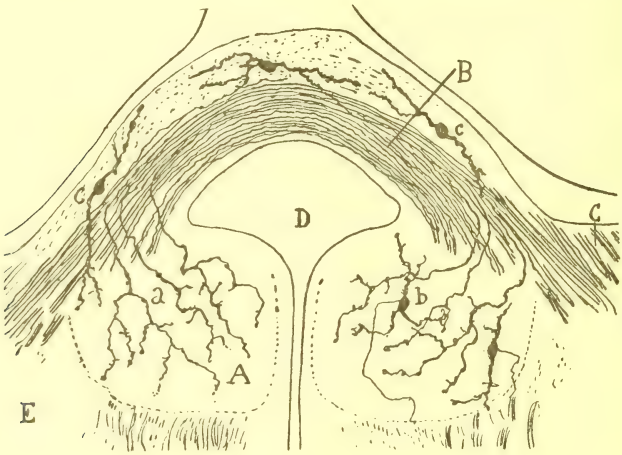


Fig. 603. — Corte frontal de la comisura interhabenular del ratón de ocho días. — A, foco habenular interno; B, comisura interhabenular; D, entrada del acueducto de Silvio.

la habénula homolateral; por manera que cada estría inerva ambas habénulas. El curso de las fibras cruzadas no es transversal, sino arciforme, marchando primeramente hacia atrás y adentro, luego directamente hacia adentro, hasta que pasado el rafe, en el cual forman un arco de concavidad anterior, se sitúan en el lado interno del foco habenular del otro lado, desde donde se diseminan por la substancia gris.

En la fig. 603, B, donde reproducimos la comisura interhabenular del ratón de ocho días, se observa que el limbo superior de este cordón transversal posee algunas neuronas fusiformes (*e*). No habiéndolas hallado en el conejo adulto, debemos creer que tales células representan corpúsculos dislocados del foco interno, destinados, en cuanto se ultime el desarrollo, á emigrar al territorio de dicho núcleo. Debido á este retardo evolutivo, adviértese también que las arborizaciones de las fibras comisurales ter-

minadas en el núcleo interno, son mucho menos complicadas que en el adulto (*a*).

El dictamen de los autores sobre la significación de la comisura interhabenular es muy vario. En general, recházase hoy toda unión de aquélla con la glándula pineal, admitiéndose su continuación directa con la *thenia ó stria thalami*. Mas en el modo de efectuarse esta relación, surgen las discrepancias. Para Kölliker, la citada vía transversal no sería otra cosa que una comisura establecida entre las dos *thenias*. Déjerine, que ha visto degenerar la comisura conjuntamente con la *stría* en casos de lesiones de la corteza olfativa, opina que además de contingentes llegados de la estría, contiene la vía transversal susodicha ciertas fibras nacidas en el ganglio de la habénula, otras desprendidas del fascículo retro-reflejo y, en fin, no pocas llegadas de los haces radiados del tálamo y del estrato zonal del pulvinar. Algunas de tales fibras irían á la habénula contralateral, otras ingresarían en la estría opuesta. Por nuestra parte, de todos estos contingentes sólo hemos podido confirmar el procedente de la estría del lado opuesto y arborizado en la habénula. De vez en cuando, sin embargo, hemos seguido axones del haz retro reflejo que parecían separarse del ganglio, inclinándose hacia adentro, hasta el paraje de origen de la comisura; pero no nos ha sido dable sorprender de modo indudable la continuidad entre ambas corrientes (fig. 602, C).

Vía centrífuga. — Está representada por el citado haz de Meynert ó retro-reflejo, importante vía descendente, terminada, según dejamos consignado en otro capítulo, en el foco interpeduncular. Sus fibras de origen aparecen ya en los preparados de Weigert bajo la forma de finos y pálidos hacecillos medulados, que cruzan los focos habenulares en sentido descendente y convergen por debajo y fuera de la habénula en un robusto cordón. Dada la posición lateral de éste, los tubos emanados del foco interno marchan oblícuamente hacia abajo y hacia fuera, mientras los nacidos en el externo son casi verticales (fig. 595, C).

NÚCLEOS INTERNOS Y COMISURALES

El territorio talámico vertical y central extendido, de arriba á abajo, desde el ganglio de la habénula hasta el plano inferior de la comisura blanda, y confinante por los lados en los núcleos sensitivo y semilunares, constituye la región más compleja y menos conocida del tálamo. A ella corresponden, sin duda, los *núcleos interno* de Burdach, el *mediano* de Luys, y acaso el *semilunar* de Flechsig del tálamo humano; pero las diferencias de aspecto que se advierten al explorar el citado territorio en el hombre y mamíferos son tales, que resulta casi imposible determinar en el gato ó conejo las masas grises á que aquellos núcleos del hombre corresponden.

Para colmo de dificultad, el método de Golgi, utilizado ventajosamente por nosotros en el ratón y conejo para establecer, mediante el ha-

llazgo de conexiones nerviosas específicas, la individualidad anatomofisiológica de las masas grises próximas al rafe, no ha dado en éstas los resultados que en otros ganglios talámicos. Debemos, pues, limitarnos á indicar la posición de los principales conglomerados celulares internos, señalando de pasada algunos pocos detalles estructurales.

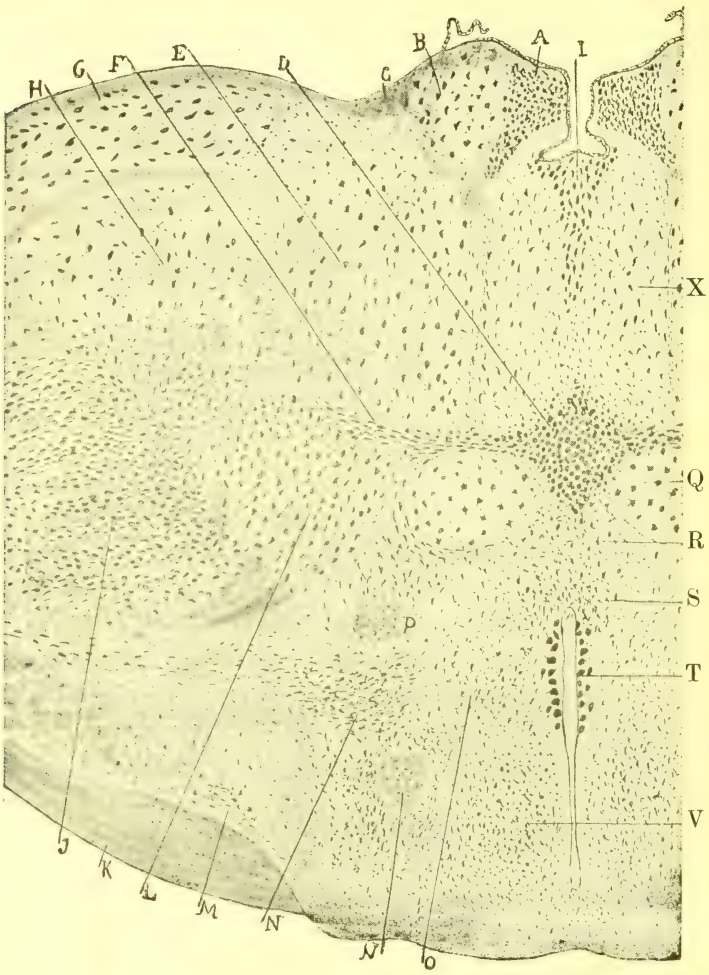


Fig. 604.—Corte transversal del tálamo del *cavia* (método de Nissl).—A y B, focos habenulares; C, estría talámica; D, foco romboidal; E, núcleo intero-interno; F, núcleo falciforme; G, núcleo geniculado externo; J, ganglio sensitivo; K, cinta óptica; L, foco triangular; M, foco de la cinta óptica; N, porción interna posterior del núcleo de la cápsula interna; Ñ, fornix; O y V, focos del *tuber cinereum*; P, cordón de Vicq d'Azyr; Q, núcleo ovóideo; R, S, foco comisural inferior; T, foco subventricular; X, foco superior del rafe.

Cuando se examina una serie de cortes frontales del tálamo del conejo ó del *cobaya* (método de Nissl y Weigert), nótase que la región gris central no es uniforme, sino que exhibe pléyades celulares imperfecta-

mente separadas, que pueden distinguirse en *medias ó centrales* y *laterales.*

Las *medias* son : el foco *superior del rafe*, el *romboidal ó intermediario*, el *comisural inferior* y el *interdorsal.* Las masas grises laterales son : el *foco antero-interno*, el *falciforme ó transversal*, el *mediano ó triangular* y el *ovoideo.* La fig. 604, correspondiente á un preparado de Nissl del conejo, y las figs. 607 y 610, que forman una sucesión de cortes frontales del tálamo del ratón, previa coloración con el cromato de plata, dan alguna idea de la posición y forma de estas pléyades.

Núcleo interno ó supero-interno. — Correspondiente, en parte al menos, al *núcleo central gris* de Kölliker, al *interno posterior* de Nissl, y quizá también á la *substancia gris central* de Déjerine, este ganglio se prolonga en sentido radial desde el núcleo dorsal hasta más atrás del nivel de la comisura interhabenular. Confina por arriba con la habénula, á la que abraza, mediante una escotadura; por debajo, con el *núcleo falciforme* (fig. 604, E), que le separa del triangular ; interiormente, toca al *superior del rafe*, del que le separa un plano vertical de fibras meduladas, bien visibles en los cortes transversales (fig. 610, J y 607, Y). Es muy posible que dicha masa gris contenga varios focos, según se infiere del examen de los cortes seriados horizontales ; pero ínterin no conozcamos las vías propias á cada segmento, es preferible, para evitar confusiones, reunirlos en una sola individualidad.

Células y fibras talamo-corticales.—Consta este foco de neuronas multipolares de talla mediana, cuyas dendritas se ramifican sobriamente, marchando en todas direcciones. El axon, provisto á veces de alguna colateral, ingresa en ciertos haces arciformes descendentes, concéntricos, los cuales, después de cruzar el foco de arriba abajo y un poco de dentro afuera, y de atravesar los núcleos triangular y ovoideo, ingresan en la corona radiante talámica y ganan el cerebro.

Fibras cortico-talámicas.—Confundidas con las radiaciones precedentes, penetran en el foco que nos ocupa infinidad de fibras nerviosas ascendentes, que engendran no sólo en el foco, sino en el ganglio comisural superior, un plexo fino y apretado. Los detalles del origen y terminación de estas fibras no aparecen con claridad en nuestros preparados.

Fibras aferentes ó sensoriales.—Todos nuestros esfuerzos para averiguar cuáles son éstas han fracasado. A la verdad, en cortes sagitales del tálamo del ratón hemos sorprendido más de una vez la entrada en el susodicho foco de fibras ascendentes arborizadas, que no parecen corresponder á las cortico-talámicas ; mas la imposibilidad de perseguirlas hasta alguna vía sensorial de importancia conocida, nos ha vedado conocer su significación funcional y por ende la del foco talámico interno.

Foco superior del rafe.—Entre los dos ganglios precedentes, los preparados de Nissl muestran junto al rafe, y extendido en sentido verti-

cal, un conglomerado impar de células diminutas y apretadas y correspondiente á la *substancia gris central* de los autores (fig. 604, T). En el rafe mismo, las células se condensan en lámina vertical impar, más espesa en lo alto, inmediatamente por debajo del epéndimo interhabenular. Esta lámina, cuyos elementos suelen ser algo más voluminosos que los del resto ganglionar, cesa mucho antes de llegar al foco romboidal. La forma del foco que nos ocupa se aprecia mejor en los cortes sagitales que en los transversales, advirtiéndose que constituye una masa gris falcifor-

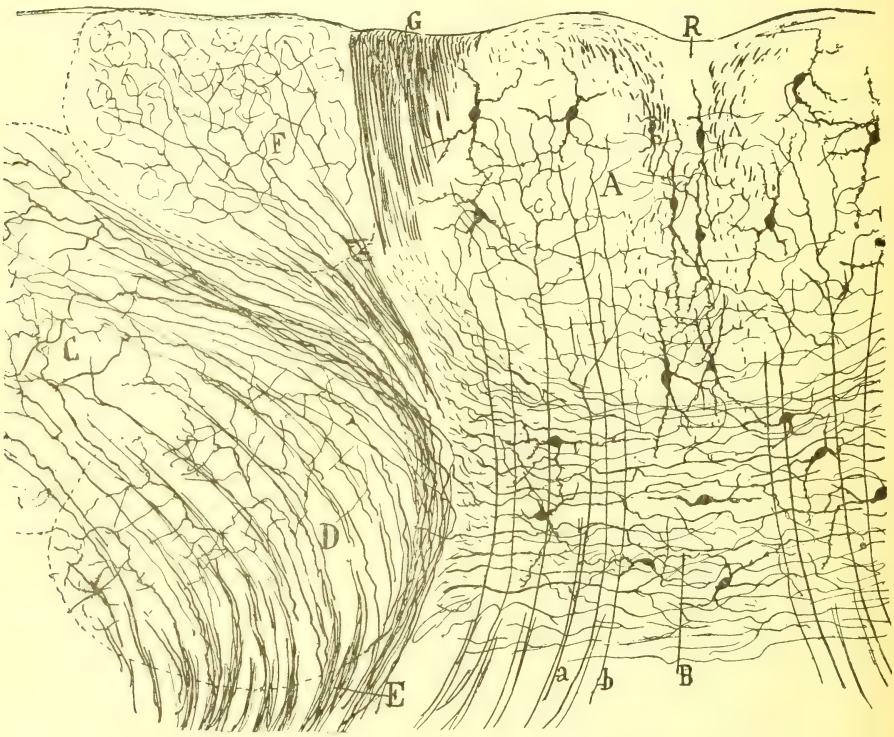


Fig. 605.—Corte transversal del cabo anterior del tálamo (ratón de diez días). — A, foco comisural superior ; B, núcleo comisural interdorsal ; C, D, subfocos del núcleo dorsal ; E, fibras del cordón de Vicq d'Azyr ; G, estría talámica ; F, foco angular ; R, rafe.

me, prolongada en sentido sagital desde la entrada del acueducto de Silvio hasta el cabo anterior del tálamo (fig. 606, D). Su espesor crece de atrás á adelante, llegando á formar, al nivel del cabo talámico anterior, un foco ancho central ovoideo, tendido entre las dos estrías talámicas y situado inmediatamente por encima del núcleo comisural interdorsal (figura 605, A).

Vistos en los preparados de Nissl los corpúsculos de este foco, resultan diminutos y pálidos, salvo los del rafe, que afectan mayor estatura, están

orientados verticalmente y poseen un protoplasma con alguna cromatina. En las impregnaciones argénticas preséntanse estrellados ó fusiformes (fig. 605, A) con un axon descendente difícil de seguir; sin embargo, en algunos casos cabe observar el ingreso de éste en un haz radiado vertical, no sin haber emitido antes tal cual colateral ramificada dentro del núcleo. Nada más fácil que sorprender en los cortes frontales la marcha de estos manojos medulados que, pasando por dentro del núcleo dorsal y triangular, van á buscar el plano superior é interno de la cápsula interna (fig. 594, H).

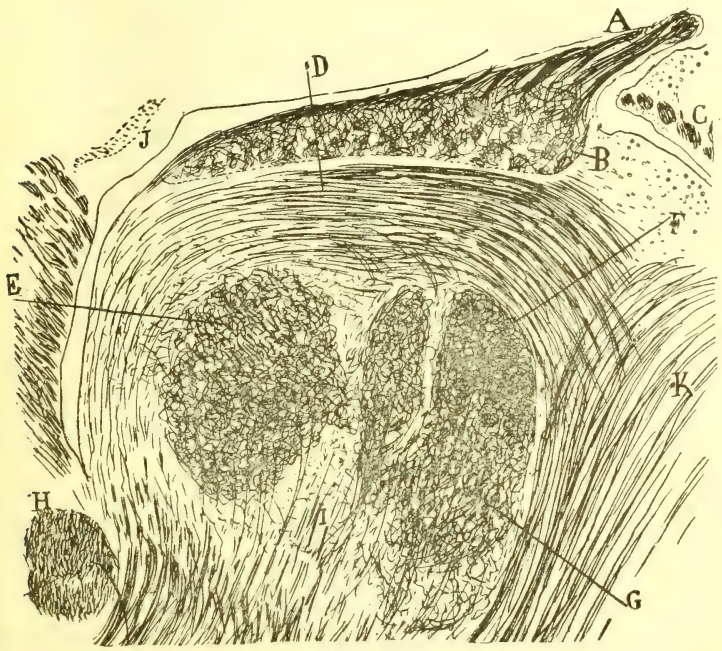


Fig. 606.—Corte sagital talámico próximo al rafe (ratón de pocos días).—A, comisura interhabenular; B, foco habenular interno; D, foco superior del rafe con sus fibras sagitales; E, foco interdorsal; G, fibras gruesas de la comisura media; K, fibras llegadas del acueducto de Silvio; H, comisura anterior.

Los elementos próximos al rafe, hállanse orientados en sentido vertical, y sus dendritas polares emiten á veces ramas que, cruzando la línea media, engendran una comisura protoplásmica (fig. 605, R).

Fibras aferentes. — Los cortes frontales del *núcleo superior del rafe* revelan, tanto en los preparados de Weigert como en los de Golgi, haces sagitales seccionados de través, y particularmente concentrados en lo alto y cerca del rafe; pero sólo los cortes longitudinales permiten notar que tales haces corresponden á fibras sagitales extendidas por una gran parte del foco, y las cuales se tornan descendentes por detrás de la habénula y

del borde posterior del núcleo romboidal. Aunque no hemos logrado estudiar completamente la marcha y terminación de estos conductores, estimamos probable que representen fibras sensoriales aferentes ramificadas en el espesor del núcleo que nos ocupa (fig. 606, D). Por lo demás, el plexo nervioso yacente entre las células es muy rico y delicado, y en él colaboran también colaterales iniciales de los axones endógenos. Una parte de las fibras de este plexo cruza el rafe, y forma, por tanto, una comisura nerviosa complicada.

Fibras cortico-talámicas.—Señaladas en uno de nuestros trabajos sobre el tálamo (1), aparecen en la fig. 605, *c*, donde se ven sus arborizaciones libres terminales y una parte de su trayecto ascendente. Tales conductores parecen formar parte de las radiaciones arciformes descendentes, marchando confundidas con los tubos talamo-corticales del foco.

Foco romboidal. — Este acúmulo gris impar y central, ya visto por Nissl, que lo designa *núcleo de la línea media*, consta de corpúsculos multipolares de mediana talla, separados por un plexo nervioso intersticial (ratón, cavia, conejo). Lo que permite encontrarlo fácilmente en los cortes de Nissl (secciones frontales), es su situación media, por encima de la comisura de fibras medulares y la forma romboidal de su sección transversal (fig. 604, D) con dos ángulos, superior é inferior, y dos prolongaciones laterales ó aletas, que no son otra cosa que los *núcleos falciformes* (fig. 604, F). Los cortes que lo exhiben mejor son los que pasan por el cabo posterior de la habénula; al nivel de los núcleos dorsales no se le puede reconocer con certeza.

Nuestros estudios sobre la textura de este foco, así como sobre la de los falciformes, que parecen representar territorios subordinados, son muy incompletos. Nos es lícito solamente afirmar que á su nivel, así como por debajo y encima, existe una vasta comisura de fibras nerviosas cortico-talámicas (véase más adelante) arborizada entre sus células, así como en el foco triangular del lado opuesto, y que sus neuronas de figura multipolar poseen axones largos descendentes incorporados á fascículos arciformes muy internos. Una parte del plexo nervioso intersticial de este ganglio aparece en las figs. 607 y 594. La fig. 606, F, que reproduce una sección sagital casi media, muestra asimismo al nivel del núcleo una urdimbre nerviosa muy tupida.

Foco comisural inferior.—En el rafe, pero por debajo del foco precedente, existe una zona transversal granulosa, sembrada de neuronas pequeñas y bastante apartadas, y extendida hasta la vecindad del ventrículo medio (fig. 604, S). Esta masa gris yacente en el plano inferior de la comisura blanda, posee también un plexo nervioso delicado, en gran

(1) *S. R. Cajal:* Las fibras nerviosas de origen cerebral del tubérculo cuadrigémino anterior y tálamo óptico. *Trab. del Lab. de inves. biol.* Tomo II, fasc. 1, 1903.

parte comisural, en donde no falta tal cual fibra nerviosa medulada. De sus células multipolares no hemos podido perseguir el axon (fig. 607, T).

Foco oval.—Según aparece en la fig. 604, Q, que copia un preparado de Nissl, no lejos del rafe, inmediatamente por encima del núcleo precedente y por debajo de las aletas del foco romboidal (focos falciformes) yace una masa gris pálida, ovoidea, caracterizada por su pobreza en tubos medulados y la escasez de sus neuronas, que aparecen separadas por una materia granulosa intersticial abundante. Nuestras observaciones sobre este foco, que dicho sea de pasada, sólo hemos logrado determinar

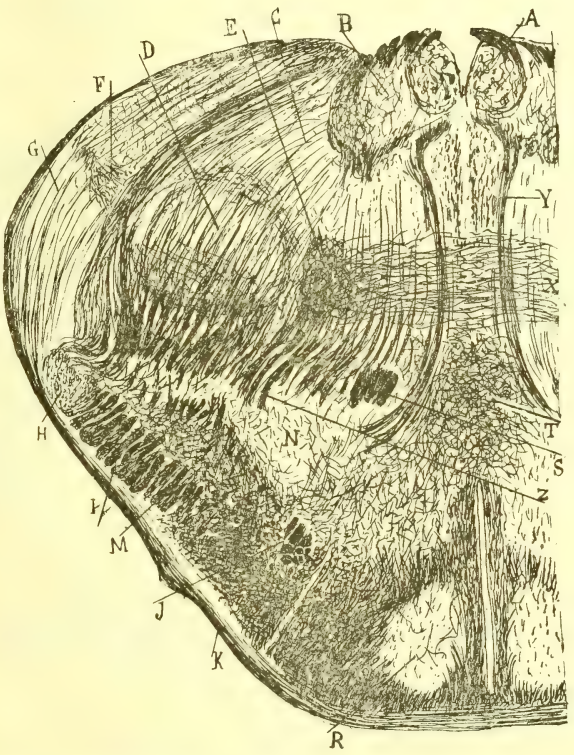


Fig 607.—Corte transversal del tálamo del ratón de ocho días (método de Golgi).—A, B, focos de la habénula; C, núcleo supero-interno; D, núcleo sensitivo; E, núcleo triangular; K, cinta óptica; G, cuerpo geniculado externo; J, columnas anteriores del fornix; S, cordón de Vicq d'Azyr; T, núcleo comisural inferior; R, foco principal del *tuber cinereum*.

en el conejo, son harto incompletas; únicamente podemos decir que sus elementos, relativamente voluminosos, afectan figura estrellada ó triangular, y que entre ellos yace un plexo nervioso delicado, cuya procedencia ha escapado á nuestras pesquisas.

Núcleo triangular ó mediano.—Las secciones comprensivas de la mitad caudal del foco sensitivo, revelan por dentro de éste, debajo del falci-

forme y fuera del oval, una masa gris de forma irregularmente triangular. La delgadez de sus hacecillos radiados, la falta de orientación de sus células y la existencia de un plexo nervioso intersticial de gran riqueza, distinguen este núcleo del sensitivo contiguo, del que en algunos preparados semeja una excrecencia interna.

Como en el foco sensitivo, sus elementos son de dos especies: unos gruesos, de axon largo y robustas dendritas divergentes (fig. 608, A), y otros medianos ó pequeños, provistos de dendritas complicadamente arborizadas y de un axon corto ramificado á variable distancia (fig. 608, B). Estas últimas células, según se nota en la fig. 608, no se encuentran orientadas en sentido transversal, sino en muy variadas direcciones.

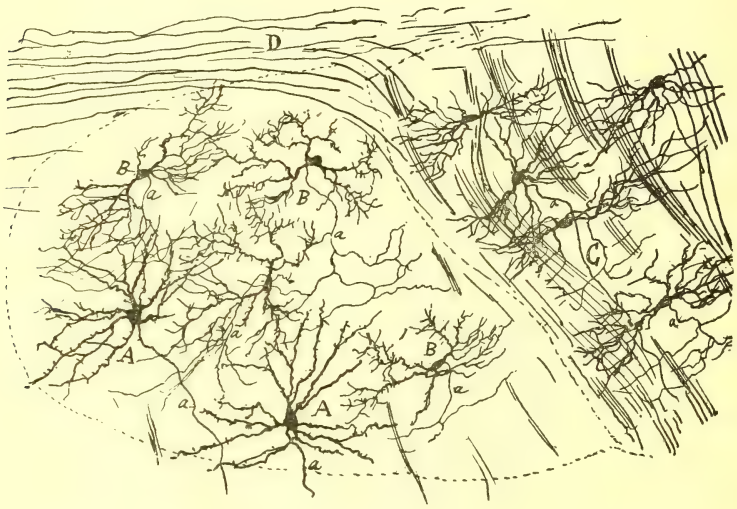


Fig. 608.—Trozo de un corte frontal del tálamo del gato de ocho días. — A, células de axon largo del núcleo triangular; B, células de axon corto; C, porción interna del núcleo sensitivo; D, fibras comisurales.

Fibras eferentes. — De la reunión de los axones de los corpúsculos gruesos, fórmanse haces descendentes continuados con una vía talamocortical (fig. 608, A).

Fibras cortico-talámicas.— Constituyen una vía muy importante y su disposición terminal representa la característica del foco que nos ocupa. Cuando se examinan cortes frontales talámicos algo posteriores (conejo, ratón) y un poco oblícuos de arriba á abajo y de atrás á adelante, adviértese que del piso superior del pedúnculo cerebral, se desprenden manojos de tubos robustos que ascienden en el sentido de los cortes, costean á variable distancia la frontera interna del núcleo sensitivo, y en el espesor del triangular, ó por debajo de él, se bifurcan; la *rama superior* ó externa, de ordinario algo más gruesa (fig. 609, D), se arboriza en el

seno de este ganglio; la *rama inferior* ó interna se dobla desde luego hacia adentro, cruzando á alturas diversas y de un modo flexuoso (figura 609, C), el núcleo que nos ocupa, así como una parte del foco oval inmediato, gana después el rafe emitiendo ramillas en todo su curso transversal, y acaba por perderse en el foco triangular del lado opuesto, así como en los territorios limítrofes (*ganglio romboidal, falciforme, comisural inferior*, etc.).

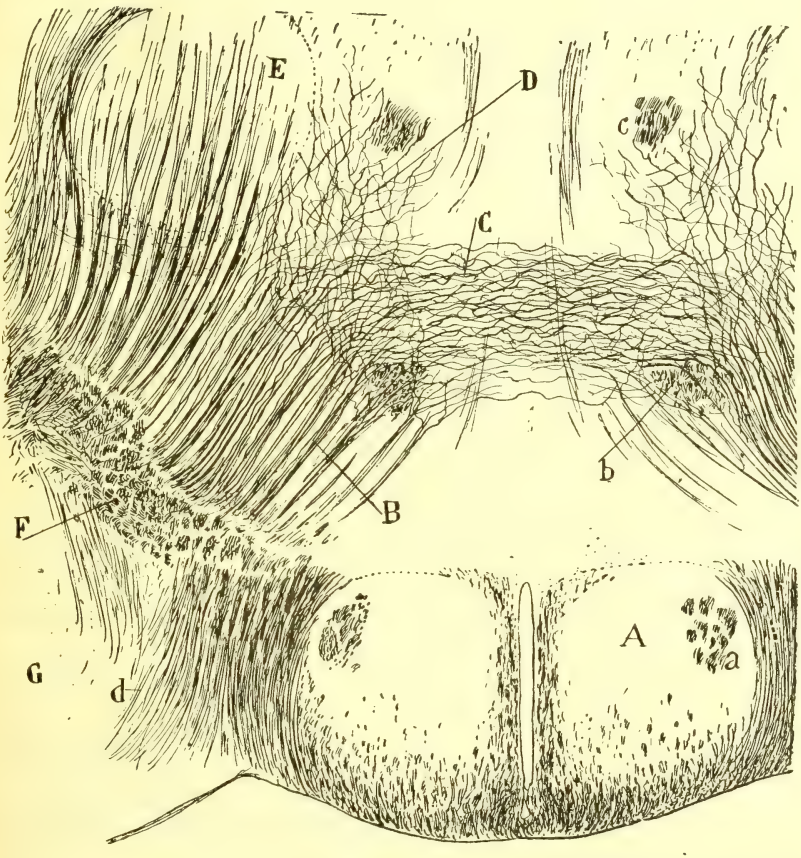


Fig. 609.—Corte frontal del tálamo óptico del ratón de pocos días. El corte es oblícuo de abajo á arriba y de delante á atrás.—A, foco principal ó anterior del *tuber cinereum*; B, fibras cerebrales para la comisura y foco triangular; C, ramas comisurales; D, ramas ascendentes; E, foco sensitivo; F, cápsula interna; *a*, pilar del fornix; *b*, haz de Vicq d'Azyr; *c*, cordón de Meynert.

El tallo de origen emite á veces, antes de la bifurcación, algunas colaterales destinadas al cabo inferior del núcleo triangular. En ocasiones recibe la comisura blanda dos ramas internas en vez de una.

El citado sistema comisural abarca una gran extensión de la comisura blanda, como lo prueban las secciones frontales; pero hay un punto donde las fibras son más numerosas y robustas: es un territorio correspon-

diente á la mitad posterior del foco sensitivo é inmediaciones del núcleo romboidal (fig. 607, E, C).

Fibras sensoriales. — No han sido halladas todavía, por más que la analogía estructural que existe entre este ganglio y el sensitivo, hacen presumible su existencia.

El foco triangular se presenta muy desarrollado en el conejo, y sobre todo en el gato y perro. ¿Corresponde al *núcleo mediano* de Luys del tálamo humano, ó representa una excrecencia del núcleo semilunar posterior con el cual parece continuado en el ratón? Para resolver estas dudas y fijar la significación fisiológica de este territorio, son menester nuevas investigaciones.

Núcleo comisural interdorsal.—En los cortes frontales anteriores del tálamo, cuando el núcleo sensitivo ha sido en buena parte reemplazado por el dorsal y no existe ya el núcleo romboidal ni el ovoideo y triangular, surge en la línea media, debajo del ganglio superior del rafe y entre los dorsales, una masa gris compacta formada de pequeñas células sumergidas en un plexo nervioso intersticial muy tupido. Caracterizan este foco, por el gran número de fibras horizontales ramificadas que contiene, las cuales parten de las inmediaciones del núcleo dorsal, corren serpenteando y ramificándose hacia adentro y se terminan en ambas mitades del ganglio. Las fibras horizontales más superiores abrazan el límite inferior del núcleo superior del rafe ; algunas parecen distribuirse en su espesor.

Ignoramos la procedencia de este riquísimo sistema de fibras horizontales que representamos en la fig. 605, B. Cuando se examinan ligeramente los preparados á que se refieren las figs. 594 y 605, se está tentado á pensar que tales conductores representan simplemente una derivación del haz de Vicq d'Azyr, pero un estudio detenido no autoriza esta presunción, resultando más probable un origen cortical.

En cuanto á las células pequeñas multipolares y numerosas, emiten un axon descendente incorporado á fascículos talamo-corticales. En la figura 605, B, mostramos algunos de estos elementos, cuya dirección dominante es la transversal.

Focos de la región talámica superior del hombre. — En el hombre reconócense substancialmente los mismos núcleos que en los mamíferos, pero su volumen relativo y situación experimentan grandes mudanzas. Así el *cuerpo geniculado externo* afecta un gran volumen, y en vez de ofrecer la regularidad que en el gato—donde según las investigaciones recientes de Tello (1), se presenta como una retina donde se escalonan tres pisos de células y arborizaciones ópticas—aparece como plegado con una serie de capas grises onduladas, cada una de las cuales exhibe una hilera de ar-

(1) *Tello :* Estructura del cuerpo geniculado esterno. *Trab. del Lab. de Investigaciones biológicas*, fasc. 4, 1903.

borizaciones. El *foco lateral*, equivalente al sensitivo, es enorme y muy prolongado en sentido antero-posterior. El *dorsal*, situado entre el lateral y el interno, es relativamente pequeño; en fin, el *pulvinar*, rudimentario en los animales, alcanza proporciones enormes.

Es indudable que en el hombre deben existir también los focos semilunares, así como los del rafe; pero hasta hoy no se ha hecho de tales pléyades un estudio suficiente para determinar su situación y forma.

Entre los focos de más dudosa homología, cuéntanse los siguientes, hasta hoy solamente bien estudiados en el hombre: el *núcleo mediano de Luys*, el *interno de Burdach* y el *semilunar de Flechsig*.

Centro mediano de Luys.—Llamado así en honor de su descubridor, es una masa gris esferoidal situada entre el pulvinar, con quien continúa posteriormente, el núcleo externo ó sensitivo colocado por fuera, y el núcleo interno situado por delante y dentro. Habita en frente de la habénula y confronta exteriormente con la lámina medular interna y el foco semilunar de Flechsig. Su estructura es desconocida, sabiéndose solamente que consta de células multipolares y de un plexo tupido de fibras medulares, plexo por el cual destaca del territorio del foco interno mucho más pobre en fibras nerviosas. Se ignora la significación funcional de este centro que hipotéticamente relacionan los autores con la cinta de Reil interna. Para Déjerine (1), este foco recibiría un cierto número de fibras de la vía sensitiva, del pedúnculo cerebeloso superior y de los haces longitudinales de la formación reticulada del bulbo, sin contar las importantes radiaciones descendentes que le llegan de la corteza cerebral.

No es fácil averiguar á qué foco talámico del gato ó del conejo corresponde el centro de Luys. Según Monakow, este núcleo afectaría en el conejo forma de cinta, y yacería en un desdoblamiento de la lámina medular interna. En nuestras preparaciones no se reconoce con certeza, aunque alguna vez nos hayamos inclinado á identificarlo con el núcleo triangular.

Núcleo interno de Burdach. — Así se califica un territorio gris voluminoso del hombre, situado en la porción anterior del tálamo por dentro de la lámina medular interna y por delante del foco mediano de Luys y el pulvinar. Confina por dentro con la substancia gris central que le separa del ventrículo, y posteriormente se continúa sin límite preciso con el pulvinar. En los preparados de Nissl, exhibe gran número de pequeños elementos asteriformes, y en los de Weigert se reconoce por su pobreza en fibras meduladas. Las conexiones de este foco son inciertas. Para Déjerine, sus fibras aferentes vendrían del *pedúnculo infero interno* del tálamo, del *asa lenticular* y el *haz de Forel*, relaciones que parecen muy dudosas, así como las que Monakow supone entre la zona cortical del núcleo interno y las circunvoluciones frontales segunda y tercera é insulares.

En el conejo es probable, pero no seguro, que el foco interno de Burdach esté representado por la masa gris anterior, situada por debajo de la *stria thalami* y foco de la habénula, masa que nosotros hemos designado *núcleo supero-interno*.

Núcleo arqueado.—En los cortes frontales del tálamo humano, aparece debajo del foco de Luys, por fuera y á cierta distancia de la corteza blan-

(1) *Déjerine*: Anat. des centres nerveux. Vol. II, pág. 350.

ca del núcleo rojo, un territorio gris, pálido, arqueado, reconocido primeramente por Tschisch (1) y Flechsig, que le dieron respectivamente los nombres de *núcleo en copa* y *foco semilunar*. Ignóranse las conexiones de este núcleo, así como su homología en los animales.

(1) *Tschisch:* Untersuchungen zur Anatomie des Grosshirnganglien des Menschen. *Sächs. Ber.*, 1886.

CAPITULO XXXIV

NÚCLEOS DE LA REGIÓN SUBTALÁMICA

Cuerpo de Luys, *zona incerta*, núcleo de la cápsula interna, fascículo y campo de Forel, foco de la *stria thalami*, foco subventricular, cuerpo mamilar y *tuber cinereum*.

La región subtalámica no es menos complicada que la talámica superior que acabamos de exponer. En ella yacen numerosos ganglios, de los cuales sólo un corto número han sido hasta hoy bien diferenciados. A semejanza de los focos del plano superior, aparecen estas masas grises dispuestas en series antero-posteriores irregulares. La *serie externa ó lateral* comprende: el *cuerpo de Luys*, el *foco de la zona incerta*, el *fascículo y campo de Forel*, el *núcleo de la cápsula interna*, el *diminuto núcleo de la stria thalami* y otros menos bien individualizados, como por ejemplo el que rodea las columnas del fornix (fig. 604, N), la substancia gris intersticial del pedúnculo cerebral, etc. En la serie interna se alinean de atrás á adelante el *cuerpo mamilar*, el *tuber cinereum*, el *foco supra-óptico* y el *pequeño núcleo subventricular*.

CUERPO DE LUYS

En una serie de cortes frontales del tálamo coloreados por el método de Weigert, y que interesan el cuerpo mamilar, nótase que, á medida que se examinan secciones más anteriores, disminuye progresivamente el área de la *substancia nigra*, siendo reemplazada por una masa gris más pequeña, transversal, y algo oblícuamente alargada, de figura ovoidea ó lenticular, y conocida con el nombre de *cuerpo de Luys* (fig. 610, E). Posee este ganglio una gran unidad morfológica y estructural en el hombre y mamíferos, y sus fronteras, netamente acusadas, son en los pequeños mamíferos: por abajo, el pié del pedúnculo cerebral, del que, según luego veremos, representa una dependencia; por detrás, el cordón de Forel, que le separa del *locus niger*; por encima, una zona pobre en fibras nerviosas, en la vecindad de la cual reside caudalmente la *zona incerta* y su foco, y frontalmente el *núcleo de la cápsula interna*. Más voluminoso que en el gato y conejo, el cuerpo de Luys humano está cubierto superior y lateralmente por una parte del cordón lenticular de Forel y campo de igual

nombre. Una especie de cápsula de tubos medulados, íntimamente aplicada á la cara superior del ganglio, sepárale de dichas formaciones.

Reconócese fácilmente el cuerpo de Luys en los preparados de Nissl por el gran número de elementos de talla mediana, fusiformes ó poligonales que contiene. El protoplasma, estirado en expansiones, aloja finos grumos cromáticos esparcidos con desigualdad. En algunas células, vén-

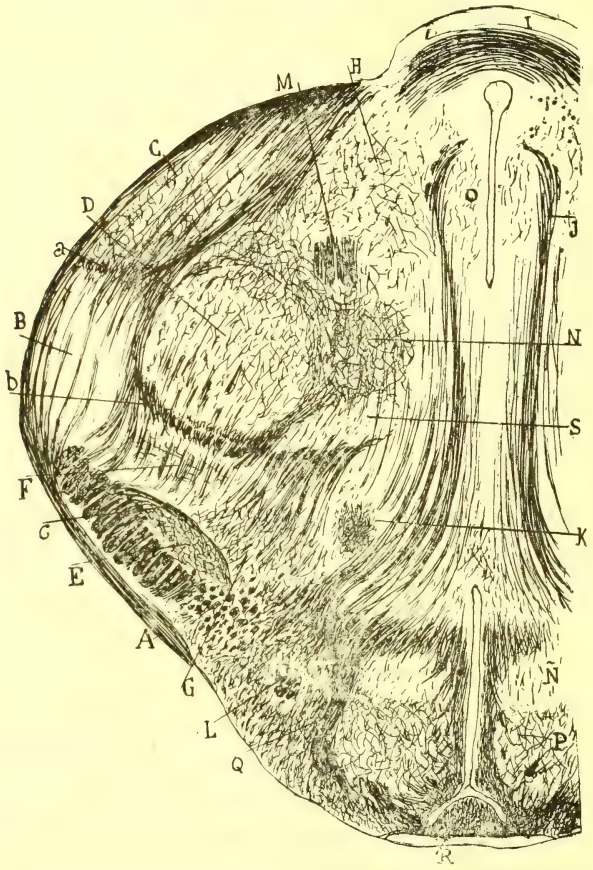


Fig. 610.—Sección frontal del entrecerebro del ratón al nivel del cuerpo de Luys.—A, tracto óptico ; B y C, focos del núcleo geniculado externo ; D, núcleo sensitivo ; N, foco triangular ; E, núcleo de Luys ; F, zona incerta ; I, comisura posterior ; O, foco superior del rafe; J, vía central de este ganglio, etc.

se concreciones basiófilas superficiales. No es raro hallar neuronas envueltas en coronas de núcleos de neuroglia. Examinadas en los preparados de Weigert, aparecen separadas por un plexo medulado muy tupido, continuado con haces nerviosos ascendentes desprendidos del pedúnculo (fig. 611).

Respecto á la fina estructura, he aquí los datos estructurales en gran

parte confirmatorios de los resultados obtenidos por Kölliker y Mirto, que hemos conseguido estudiando el cuerpo de Luys del ratón, conejo y gato.

Células.—Según se aprecia en la fig, 611, A, B, las neuronas del cuerpo de Luys son fusiformes, poligonales ó triangulares, y yacen sin orden en todo el espesor del ganglio. Las colocadas cerca ó en plena cápsula, oriéntanse transversalmente (fig. 611, B). Las dendritas, bastante largas, flexuosas ó vellosas, se muestran irradiadas y repetidamente ramificadas. El axon da grandes revueltas en su porción inicial, por lo que es difícil determinar su paradero; sin embargo, hemos tenido oca-

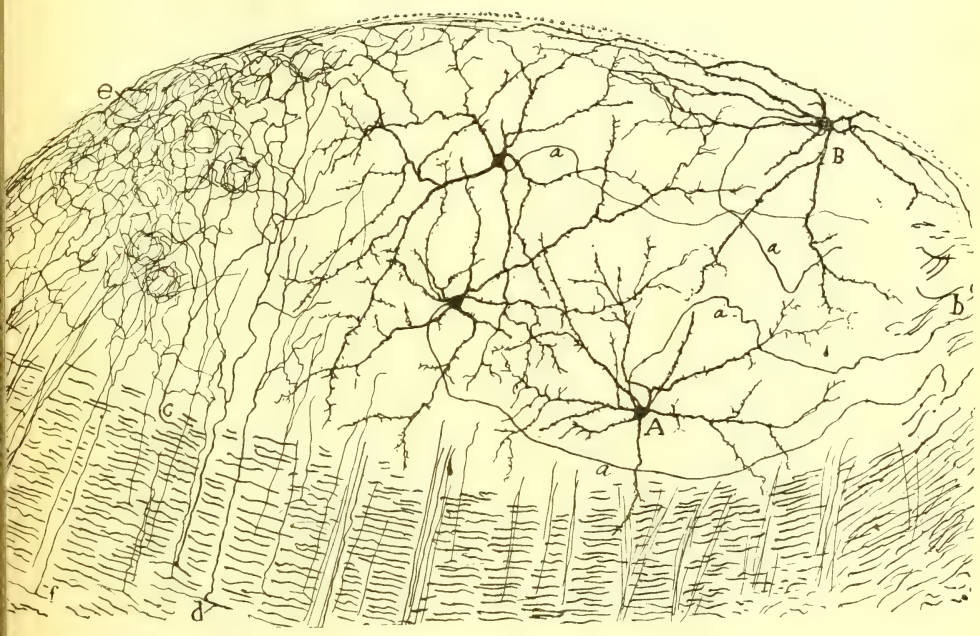


Fig. 611.—Corte frontal del cuerpo de Luys del gato de pocos días.—A, células cuyos axones iban hacia adentro y abajo; B, célula marginal, C, cápsula del foco formada de colaterales llegadas del pedúnculo; *e*, plexos de colaterales; *d*, *c*, *f*, origen de colaterales pedunculares.

sión de notar, tanto en el gato como en el conejo, que en algunas células, quizás en todas, tales expansiones marchan hacia adentro y atrás, incorporándose á unos manojos de fibras descendentes que residen en el ángulo interno del foco y por encima del tercio interno del pié peduncular. En la fig. 611, *b*, tomada del gato de ocho días, aparecen claramente la marcha de algunos axones.

Fibras aferentes. — Son de dos especies: colaterales y terminales, todas provenientes de los haces pedunculares subyacentes, ó de los fascículos aberrantes que cruzan sagitalmente el foco que nos ocupa.

Las *fibras colaterales* nacen, en ángulo recto, de los tubos pedunculares subyacentes, y muy especialmente, según se aprecia en la fig. 612, C, de la substancia blanca situada por fuera del borde externo del núcleo. Estas colaterales se condensan en hacecillos mientras circulan por entre los paquetes de la vía motriz, y llegadas que son al foco se diseminan, ramifícanse complicadamente y engendran, al confundir sus arborizaciones, uno de los plexos nerviosos más ricos y densos del tálamo óptico (figura 611, *e*). En las mallas del plexo destacan los huecos donde se alojan las neuronas luisianas.

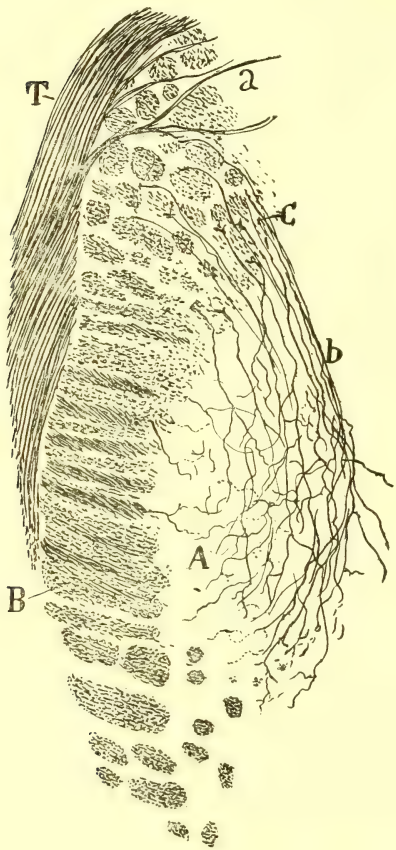


Fig. 612. — Corte transversal del pedúnculo cerebral del ratón de veinte días, al nivel del cuerpo de Luys. — A, cuerpo de Luys y plexo de colaterales ; B, porción inferior del pedúnculo que no da colaterales al cuerpo de Luys : T, *tractus* óptico ; C, región profunda del pedúnculo de donde emana la mayoría de las colaterales para el cuerpo de Luys ; *b*, cápsula del cuerpo de Luys formada de colaterales.

Hemos dicho que revistiendo el foco por el plano superior yace una cápsula de substancia blanca ; la fig. 612, *b*, tomada del ratón de pocos días, es decir, de una época en que el plexo nervioso intrafocal no es todavía muy rico, revela claramente que las fibras capsulares son ramas colaterales del pedúnculo, que se concentran en la superficie gangliónica para arborizarse de preferencia en las porciones internas del núcleo. No todas las fibras del pié peduncular emiten las referidas colaterales; éstas faltan casi por completo en el borde inferior de aquél, así como en las regiones superiores del pedúnculo extrañas, como se sabe, á la conducción motriz. Los cortes sagitales del pedúnculo y cuerpo de Luys en el ratón recién nacido nos han permitido reconocer que en la región donde las colaterales son más numerosas, hay tubos sagitales que suministran dos y tres ramas para dicho cuerpo, según mencionamos ya en otro trabajo (1).

(1) *S. R. Cajal* : Contribución al estudio de la vía sensitiva central y á la estructura del tálamo óptico. *Rev. trim, microgr.*, vol. V, 1900.

Fibras terminales.—Explorando los referidos cortes sagitales del tálamo del ratón se aprecia que, además de las colaterales luisianas nacidas de tubos de paso y pedunculares, existen otras procedentes de tubos espesos, que después de cruzar más ó menos oblícuamente los haces motrices, acaban por trazar un arco y ramificarse enteramente en el cuerpo de Luys (fig. 613, *b*); de suerte que suministran á éste ramas colaterales y ramas terminales. En algunos casos (fig. 613, *e*) hemos logrado seguir

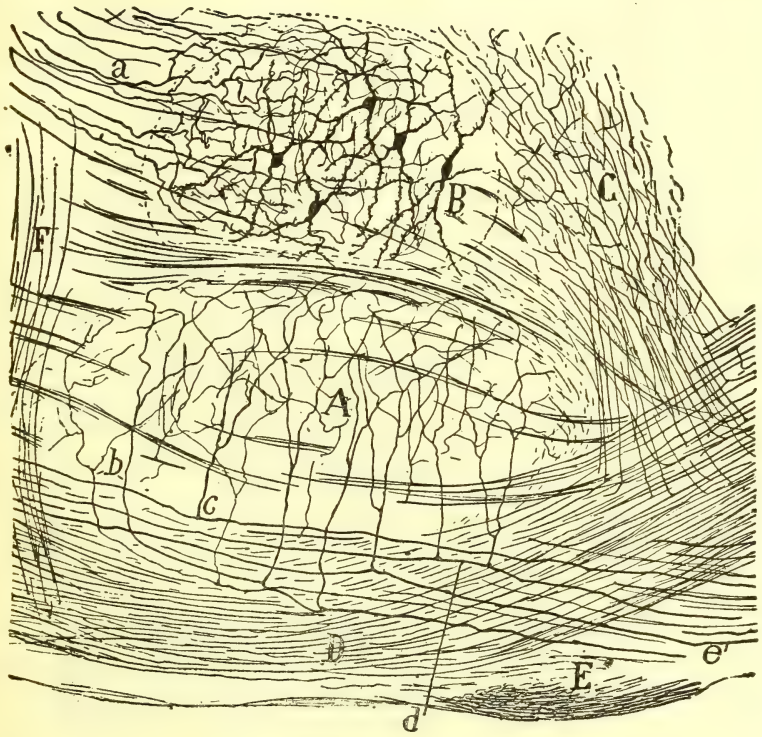


Fig. 613. — Corte sagital del hipotálamo del ratón de pocos días. — A, cuerpo de Luys ; B, foco de la zona incerta.

las referidas fibras gruesas hacia el cerebro y notado que se pierden en el cuerpo estriado, sin que haya sido posible determinar sus células de orígen.

Las colaterales destinadas al cuerpo de Luys han sido ya señaladas por Kölliker (1) y Mirto (2) ; pero aquel sabio las hace provenir en gran parte del *tractus opticus*, mientras que éste, reconociendo que algunas de ellas emanan de la cápsula interna, establece otros orígenes que nos parecen dudosos. Entre las fibras que en sentir de este sabio tendrían su

(1) *Kölliker :* Lehrbuch des Gewebelehre 6 Auf., pág. 995 y siguientes.

(2) *Mirto* : Sulla fina Anatomia delle regioni pedunculare e subtalamica nell uomo. Nota preliminare. *Rev. di pat. nervosa e mentale*, vol. I, 1896.

terminación en el foco de Luys, se encontrarían: 1.°, colaterales nacidas del asa del núcleo lenticular; 2.°, axones directos de ésta; 3.°, fibras sutiles arribadas del foco lenticular, y 4.°, colaterales emanadas del segmento posterior de la cápsula interna.

En opinión de Déjerine, el cuerpo de Luys recibe fibras del *fascículo lenticular de Forel* (relación solo aparente, como veremos más adelante), y muy principalmente, según afirmaron ya Mahaim y Monakow, un sistema de conductores descendentes procedentes del cuerpo estriado (*globus pallidus*, *putamen*, *núcleo caudal*). Apóyase este autor en el hecho de que estas radiaciones *strio-luysianas* degeneran siempre que una lesión patológica ó experimental destruye el cuerpo estriado, y en particular el núcleo lenticular. En cuanto á las células de este foco, enviarían sus axones á la comisura de Forel para pasar quizá al núcleo homólogo del opuesto lado. Tales fibras comisurales no aparecen en nuestros preparados.

Diversos autores, resucitando un viejo dictamen de Stilling (Berheimer, Kölliker, etc.), sostienen que el nervio óptico posee una raíz luisiana. Semejante comunicación con la bandeleta no es sino el fruto de la interpretación errónea de cortes coloreados por Weigert y otros métodos insuficientes; en efecto, nada más fácil que tomar simples colaterales nacidas de la cápsula interna, ó fibras que pasan más allá hasta el *globus pallidus*, por fibras ópticas, gracias á la proximidad y dirección de la bandeleta. Afortunadamente, en los preparados de Golgi (fig. 613, *c*, *d*) no hay riesgo de semejante lapsus; en ellos se observa con toda claridad que todas las fibras perforantes pedunculares de trayecto más ó menos vecinos á la bandeleta, nacen positivamente ya de la cápsula interna, ya del *globus pallidus* y foco lenticular. Por lo demás, ya Déjerine (1) llama discretamente la atención sobre las posibles equivocaciones que en este punto puede acarrear el método de Weigert, y recuerda, además, que el método de las degeneraciones milita en contra de la existencia de vías optico-luisianas.

Hoy por hoy, y sin rechazar en absoluto otras vías, sólo cabe atribuir al cuerpo de Luys estas tres corrientes: *a*) *descendente* ó *aferente*, nacida en el cuerpo de Luys y destinada, quizás, á focos motores del bulbo y médula; *b*) *aferente cortico-luisiana*, formada por colaterales de la cápsula interna; *c*) *aferente strio-luisiana*, emanada quizás del cuerpo estriado. Aunque parece improbable, no sería imposible que estas dos corrientes aferentes provinieran en realidad del cuerpo estriado, ya que muchas de las fibras de este ganglio yacen adosadas á la vía motriz, por lo menos en los pequeños mamíferos.

A pesar de nuestros esfuerzos reiterados, y no obstante las opiniones de Flechsig, Edinger, Bechterew, etc., quienes admiten la terminación en el cuerpo de Luys de una parte de la vía sensitiva, nos ha sido imposible confirmar la entrada en este ganglio de ninguna especie de corriente sensorial ó aferente. Si esta ausencia de relación con los focos sensitivos y sensoriales secundarios se confirmara, podría establecerse una esencial diferencia entre el cuerpo de Luys y los núcleos yacentes en el piso talámico superior. Conforme veremos más adelante, cuando sinteticemos nuestros estudios sobre el tálamo, el cuerpo de Luys, á semejanza

(1) *Déjerine:* Loc. cit., pág. 402.

de la *substancia nigra, focos rayados* y otros varios territorios grises subtalámicos, representa verosímilmente un ganglio motor intermediario, es decir, una estación de empalme y coordinación entre las fibras motrices cerebrales ó primarias y los núcleos motores secundarios ó terminales.

El cuerpo de Luys del hombre y mamíferos girencéfalos, es más voluminoso que en los roedores, y aparece atravesado por gran número de haces sagitales que no son otra cosa que fibras pedunculares dislocadas. De ellas emanan también numerosas colaterales para el ganglio. En el gato y perro, los haces de paso pueden ser tan gruesos que interrumpan algunas pléyades celulares inferiores que forman lo que hemos llamado *cuerpos luisianos accesorios* (1) (fig. 620, C).

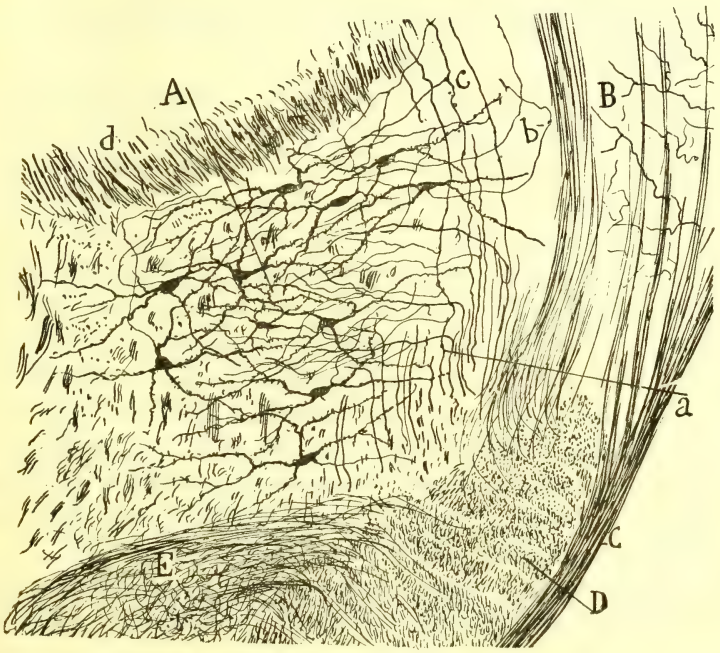


Fig. 614. — Trozo de un corte frontal del tálamo que pasaba á la altura del cuerpo de Luys.— A, foco de la zona incerta ; B, ganglio geniculado externo ; C, *tractus* óptico; D, pedúnculo cerebral; E, cuerpo de Luys (ratón de pocos días).

Zona incerta y su foco. — Califican los autores de *zona incerta* una banda transversal gris, pobre en fibras nerviosas, situada entre la corteza del cuerpo de Luys y la capa blanca que guarnece por abajo el foco sensitivo, corteza nerviosa que corresponde, según dijimos más atrás, al lemnisco interno y demás vías ascendentes del bulbo y protuberancia (figs. 614, A y 613, B). Por detrás se prolonga esta región hasta el comienzo de la substancia nigra; por delante carece de fronteras acusadas,

(1) *Cajal* : Estudios talámicos. *Trabajos del Laboratorio de Investigaciones biológicas*. Vol. II, 1903.

pareciendo confundirse con un foco especial subtalámico recientemente diferenciado por nosotros; el núcleo de la cápsula interna (fig. 613, C).

Toda esta región de sección frontal cuadrilonga aparece sembrada de *gruesos hacecillos* descendentes que se tornan sucesivamente externos y sagitales para incorporarse á la cápsula interna; y de *pléyades celulares* ó neuronas sueltas bastante voluminosas, esparcidas irregularmente y particularmente abundantes hacia afuera, no lejos del cuerpo geniculado externo.

Coloreados por el cromato de plata presentan estos corpúsculos forma triangular ó en huso, y una orientación preferentemente transversal de las dendritas polares. El axon traza una curva y parece marchar hacia atrás; no lo hemos seguido, sin embargo, lo bastante para reconocer su destino (figs. 614, A y 613, B).

Pero lo que caracteriza y ha servido para individualizar esta pléyade gangliónica, es que en ella se ramifican y terminan ramas de división descendentes de la gran vía sensitiva sagital colocada por debajo del foco sensitivo, y de la cual forma parte verosímilmente la vía central del trigémino y la porción terminal del pedúnculo cerebeloso superior (figuras 613, *a* y 614,). La mayoría de estas fibras aferentes, se tuercen transversalmente en cuanto abordan el foco, y, trazando grandes revueltas que dificultan su persecución, acaban formando un plexo nervioso de mediana riqueza. Imposible es decir qué significación y procedencia tienen los conductores destinados á este foco; empero, si hemos de juzgar por los aspectos de algunas impregnaciones afortunadas del ratón, el núcleo subsentivo representaría la estación principal del pedúnculo cerebeloso superior, sin que con esto pretendamos descartar otras conexiones sensitivas; por ejemplo, la de la vía del trigémino (fig. 646, M).

Las *fibras cerebrales* representan robustas colaterales nacidas de tubos cortico-talámicos, la mayoría de los cuales se destinan al núcleo sensitivo. Dichas colaterales, en número de una, dos ó más por cada tubo cortical, marchan hacia dentro cruzando transversalmente por entre las células voluminosas del foco, dentro del cual engendran arborizaciones complicadas en íntimo contacto con las dendritas y cuerpo celular (fig. 614, *a*).

Foco de la cápsula interna. — Estudios recientes recaídos en el tálamo del gato, conejo y ratón nos han permitido individualizar una masa gris que parece prolongación anterior de la *zona incerta*, y que viene á ser á la porción alta de la cápsula interna sobre la que se apoya lo que el cuerpo de Luys es al pedúnculo cerebral. Este foco es bien aparente en aquellos cortes frontales que pasan por delante del cuerpo de Luys y *zona incerta*, á los cuales viene á sustituir. Aplanado de arriba á abajo, y más grueso por dentro que por fuera, exhibe en las secciones frontales una figura triangular con el ángulo externo extendido en largo y delgado pedículo horizontal, insinuado entre el foco sensitivo y lo alto de

la cápsula interna. He aquí los límites del foco: por dentro, los cordones de Vicq d'Azyr y fornix, entre los cuales sobresale hasta confundirse con la frontera lateral del *tuber cinerum* (fig. 604, N); por encima la cápsula blanca que guarnece el núcleo sensitivo y aquella zona gris superpuesta al haz de Vicq d'Azyr, que hemos llamado núcleo oval; por abajo la cápsula interna.

Si en vez de examinar secciones frontales de preparados de Weigert ó Nissl, estudiamos cortes horizontales del cerebro del ratón coloreados por el cromato de plata (fig. 615, F), echaremos de ver que la porción in-

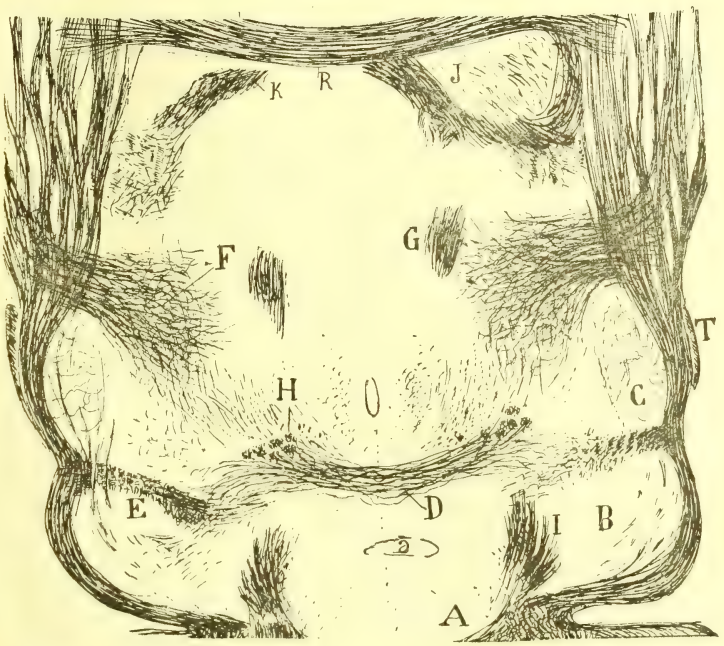


Fig. 615. — Corte horizontal de la región hipotalámica del ratón.— A, foco interpeduncular ; B, substancia nigra ; C, cuerpo de Luys ; D, decusación de las columnas del fornix ; E, fascículo de Forel ; F, foco de la cápsula interna ; G, haz de Vicq d'Azyr ; I, vía sensitiva ; R, comisura anterior ; T, cinta óptica.

terna del foco se ensancha notablemente en sentido sagital, sobre todo hacia atrás, rebasando las fronteras antero-internas del cuerpo de Luys.

No es la morfología exterior del ganglio, no siempre bien acusada, lo que nos ha permitido individualizarlo de las demás formaciones grises hipotalámicas, sino el hecho de recibir de la cápsula interna, como luego veremos, un riquísimo y especial sistema de colaterales y terminales.

Consta el foco, de fibras aferentes y de células y fibras eferentes.

Las *fibras aferentes* son espesas, se reunen á menudo en manojos que cruzan oblícuamente los contingentes pedunculares, como si procedieran

del foco lenticular subyacente, y trazando una revuelta penetran en el citado foco. En cuanto á las colaterales, pertenecen á dos categorías : unas son ramillas delicadas nacidas en ángulo recto y poseyendo un diámetro menor que el núcleo de origen (fig. 616, *b*); otras afectan mayor grosor, constituyendo verdaderas ramas terminales, dado que la prolongación ulterior del tallo resulta más delgada que aquélla (*a*). Todas

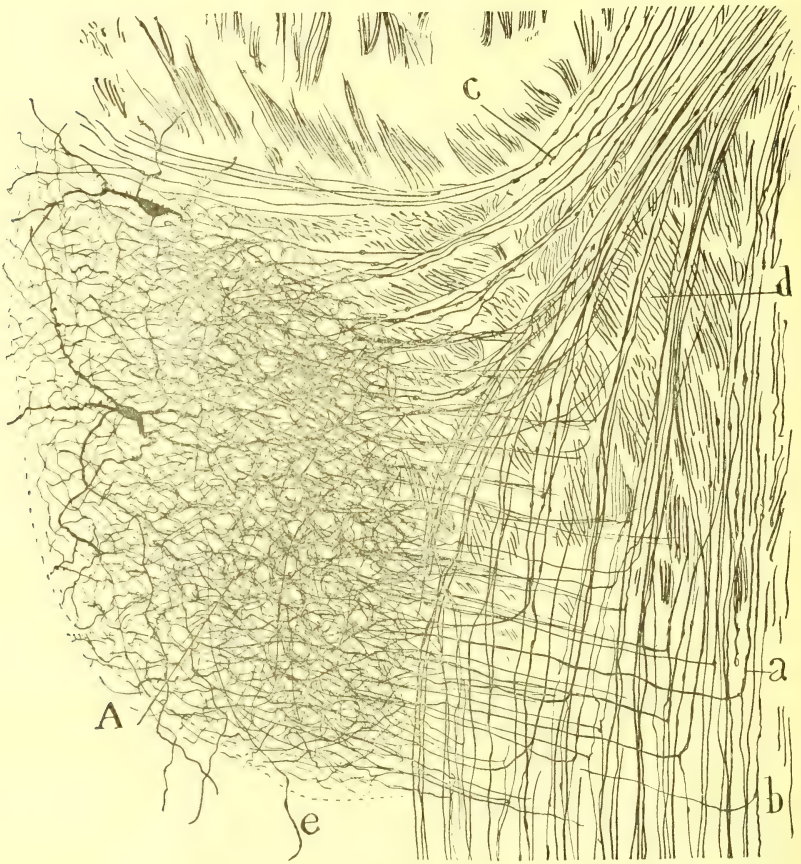


Fig. 616. — Trozo de un corte horizontal del hipotálamo del gato de cuatro días.— A, ganglio especial del hipotálamo situado delante del cuerpo de Luys : *a*, fibras pedunculares que suministran una rama gruesa al citado foco; *b*, otra que daba una colateral para el mismo; *c*, fibras terminales llegadas de la cápsula interna; *e*, axones nacidos en el foco y dirigidos hacia atrás.

estas fibras, mezcladas con las directas, penetran en el ganglio de fuera á dentro, y engendran, con sus extensas ramificaciones finales en todo el espesor de éste, un plexo tupidísimo, mucho más rico é intrincado que el yacente en el cuerpo de Luys (fig. 616, A).

Las *células* estudiadas en los preparados de Nissl, son pequeñas, de figu-

ra ovoidea ó fusiforme, y provistas de un protoplasma pálido y escaso en finos grumos cromáticos. Acumúlanse especialmente en la base del foco, cerca del haz de Vicq d'Azyr. Acá y allá destacan algunos elementos más gruesos, con más caudal de protoplasma y dendritas divergentes. Casi todos ellos parecen orientados en sentido transversal, particularmente los yacentes en el espesor del pedículo, que están como oprimidos por la gran cantidad de haces radiados que los cruzan.

En los preparados de Golgi dichas células aparecen multipolares, con largas dendritas ramificadas y vellosas. Entre ellas hállase el plexo intersticial ya citado. El axon, que traza alguna revuelta, nos ha parecido dirigirse hacia atrás para engendrar alguna fibra centrífuga semejante á la nacida en el cuerpo de Luys (fig. 616, *e*).

Hasta hoy no hemos visto llegar á este ganglio *fibras ascendentes*, es decir, arribadas de focos del cerebro medio ó del bulbo. Nos parece, por tanto, representar el citado foco subtalámico un *centro centrífugo* semejante al *cuerpo de Luys*, *núcleo rojo*, *substantia nigra*, *núcleos rayados*, etc., donde también parece faltar esta vía aferente sensorial.

CORDÓN LENTICULAR DE FOREL Y CAMPO VENTRAL DE ESTE NOMBRE

Con el nombre de *cordón lenticular de Forel* se conoce un robusto paquete de fibras transversales, bien aparente en los cortes frontales de la región subtalámica, y el cual, partiendo de la cápsula interna ó de más allá, marcha hacia atrás y adentro, tapizando en parte (hombre) el cuerpo de Luys, y diseminándose y perdiéndose en una región gris vecina del rafe, y no muy alejada de la columna anterior del trígono, designada *campo de Forel* (fig. 617, J). El origen y trayecto de esta importante vía, que los autores reputaban erróneamente dependencia del cuerpo estriado, y totalmente extraña al pedúnculo cerebral, han sido esclarecidos por nuestras recientes investigaciones, efectuadas en dos épocas distintas (1) sobre preparados de Golgi y Ehrlich (ratón, conejo y gato).

Según se advierte en las figuras 617, F y 620, A, el cordón lenticular de Forel representa sencillamente un cuantioso grupo de colaterales, nacidas en ángulo recto del curso de las fibras motrices del pedúnculo cerebral. Los cortes sagitales (excelentes para el estudio) presentan este sistema de fibras á la manera de un cordón compacto arciforme, que dirigiéndose hacia adentro, arriba y atrás, disemina en abanico sus fibras, después de costear ó de aproximarse mucho á la frontera superior de la substancia nigra (figs. 617 y 621, A). El punto de origen en el pedúnculo

(1) *S. Ramón Cajal*: Contribución al estudio de la vía sensitiva y estructura del tálamo. *Revista trimestral microgr.* Vol. V, 1900.

—Véase también: Estudios talámicos (origen del fascículo lenticular de Forel, etc.). *Trabajos del Lab. de investigaciones biológicas*. Vol. II, 1903.

parece constituir un área muy limitada. Sin embargo, si en vez de los cortes sagitales horizontales oblícuos se examinan los frontales que pasan por delante de la substancia negra, el sistema de Forel cambia de aspecto, apareciendo dividido en una serie de hacecillos paralelos y advirtiéndose que proceden de la región central ó motriz del pedúnculo cerebral (figura 620, A).

En las figuras 619 y 620 mostramos detalles del origen del cordón de Forel, tomados del gato joven y adulto. En los preparados de Ehrlich

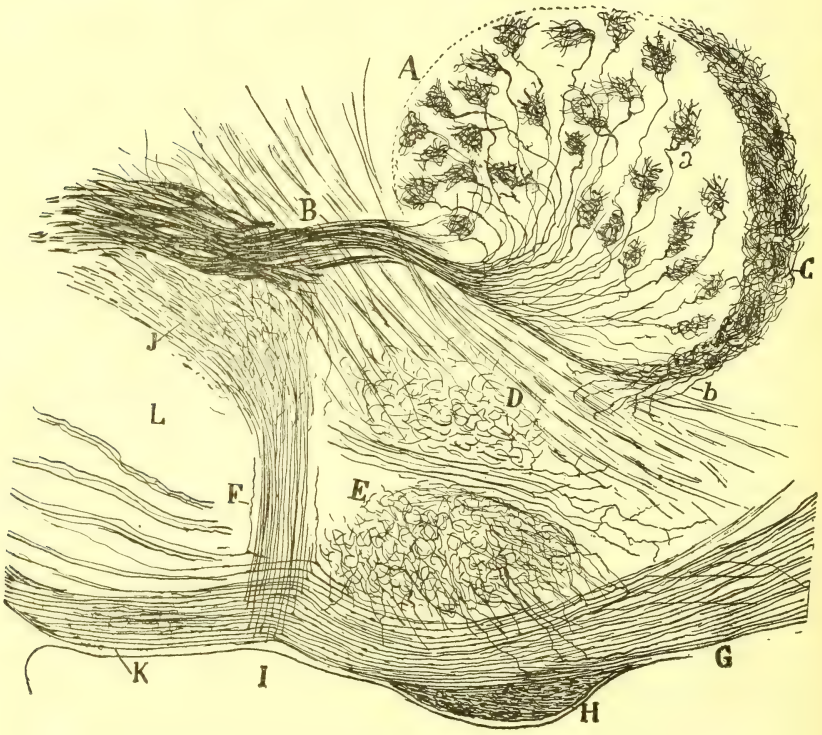


Fig. 617. — Corte sagital de la región talámica inferior y peduncular del ratón de veinte días. — A, foco lateral del tálamo; B, fascículo sensitivo; C, foco semilunar; D, *Gitterkern* ventral de Nissl; E, ganglio de Luys; F, fascículo lenticular de Forel; G, pedúnculo; H, *tractus* óptico; I, asta de Ammon; J, campo de Forel donde principalmente se disemina el haz de Forel.

(fig. 619, *a*), sobre todo, se nota que las colaterales brotan de una estrangulación, al nivel de la cual el tubo peduncular suele trazar un ángulo ó inflexión, que recuerda el de las fibras funiculares de la médula. A menudo, el tallo de origen (fig. 619, *b*) es algo más grueso antes que después de emitir la ramilla, que representa por su delgadez relativa una colateral de aquél; no es raro, sin embargo, que las dos ramas de la di-

visión sean iguales. Alguna vez hemos sorprendido tallos con dos ramas ascendentes.

Las citadas colaterales proceden, tanto de los tubos más inferiores del pié peduncular, como de los superiores ; sin embargo, en el perro y gato nos han parecido algo más escasas las brotadas en los pisos inferiores. Ni dejan de contribuir con sus colaterales, aquellos fascículos motores más altos y aberrantes que cruzan el cuerpo de Luys y *locus niger* por planos bastante elevados, particularidad manifiesta en las figuras 620 y 617. En los cortes sagitales de preparados de Ehrlich y Golgi del gato y perro, hemos sorprendido también algunas rarísimas fibras directas, es decir, tubos descendentes pedunculares, que se doblan bruscamente en el arranque del cordón de Forel, entre cuyos conductores destacan por su mayor robustez. En algunos casos se advierte que el conductor directo se divide inmediatamente en dos ramas, que marchan paralelas á lo largo del haz que nos ocupa.

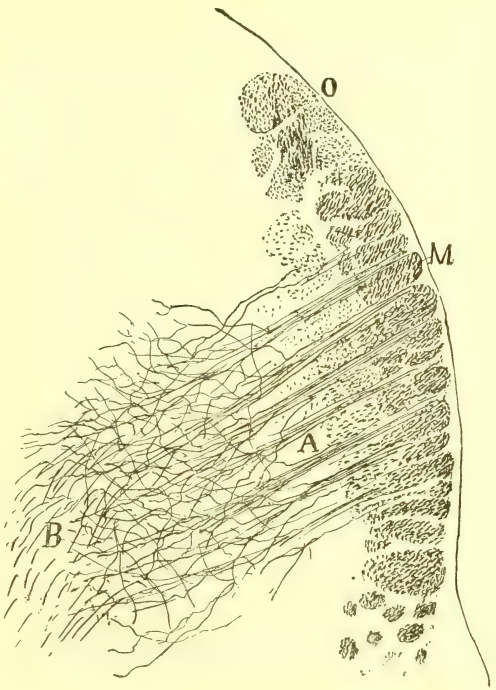


Fig. 618. — Corte transversal del pedúnculo cerebral por detrás del cuerpo de Luys. Ratón de quince días. — A, hacecillos de colaterales formadoras del cordón de Forel ; B, ramificaciones de estas fibras en el campo de Forel; O, vía óptica central exenta de colaterales ; M, parte probablemente motriz del pedúnculo.

Naturalmente, en el gato y perro el área de origen de esta vía es mucho más extensa que en el ratón y conejillo de Indias, apareciendo en los cortes sagitales como una ancha faja extendida desde el *locus niger* hasta la vecindad del cuerpo de Luys, y dividida en dos ó más cordones mal deslindados.

Todos los tubos pedunculares ¿emiten colaterales para el *cordón lenticular* de Forel? Ya expusimos en nuestro primer trabajo sobre el tema, que las colaterales parten exclusivamente de la región media del pedúnculo, correspondiente muy verosímilmente á la vía piramidal (recuérdese que en el hombre estas fibras proceden de la región peduncular nacida de la esfera motriz del cerebro), no de sus porciones superiores é in-

feriores. Pero aun en esta presunta región motriz, existen conductores desprovistos de colaterales. De todos modos, cabe afirmar que en el gato, conejo y ratón, donde hemos aplicado con fortuna los métodos de Erhlich y Golgi, la mayoría de las fibras pedunculares motrices contribuyen á formar la citada vía subtalámica. Otra cuestión importante es averiguar de qué focos superiores nacen las fibras provistas de colaterales. Puesto que forman parte, según llevamos dicho, de la vía motriz, claro está que emanarán *ab initio* de la región central de la corteza cerebral; mas como los autores han atribuído, con razón ó sin ella, un origen estriado al cordón lenticular de Forel y campo H^3, resulta interesante examinar, en los cortes sagitales más favorables, el curso ulterior, ascendente y descendente, de las fibras de la cápsula interna que están provistas de las consabidas colaterales.

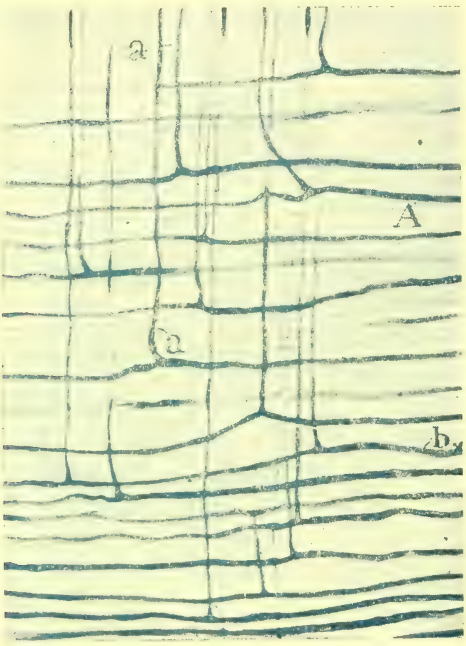


Fig. 619.—Detalles del origen del haz de Forel en el pedúnculo del gato. Método de Ehrlich (obj. 1'30 apocr.). — A, fibras pedunculares antes de dar las ramas del haz de Forel; *a*, fibras de éste.

El resultado de nuestras pesquisas ha sido comprobar que por lo menos la mayoría de dichos tallos de origen no se apartan de los haces de la cápsula interna, ni se detienen, por tanto, en el foco lenticular. A nuestro juicio, la opinión que combatimos debe atribuirse simplemente á que, en los preparados de Weigert, ó del carmín, el cordón de Forel aparece como cruzando los haces de la cápsula interna y marchando en dirección de los segmentos no lejanos del foco lenticular. Sin embargo, un examen atento de estos mismos preparados en los pequeños mamíferos, donde las distancias son cortísimas, prueba absolutamente que ninguna de las fibras del llamado cordón lentitular cruza enteramente el pedúnculo ni se enlaza parcialmente, como Kölliker ha supuesto, con la cinta óptica, que, por cierto, en los roedores reside en plano mucho más anterior que el paraje de arranque del cordón que nos ocupa.

Curso y terminación. — El curso del *haz lenticular y campo de Forel* ha sido estudiado ya por los autores, singularmente por Déjerine. En nuestros preparados se observa que los haces constitutivos del cordón marchan primeramente hacia arriba y adentro, según una línea curva bien perceptible en los cortes frontales del pedúnculo; llegados estos fascículos por encima de la *substantia nigra* y no lejos de la vía sensitiva,

tuercen hacia atrás y arriba, desplegándose en abanico y tornándose plexiformes. Entre ellos quedan intervalos prolongados que alojan algunas células instersticiales, constitutivas de un foco especial que podría llamarse : núcleo del *campo de Forel*. Las fibras de la vía que nos ocupa, se entremezclan ahora con numerosos conductores, procedentes unos del

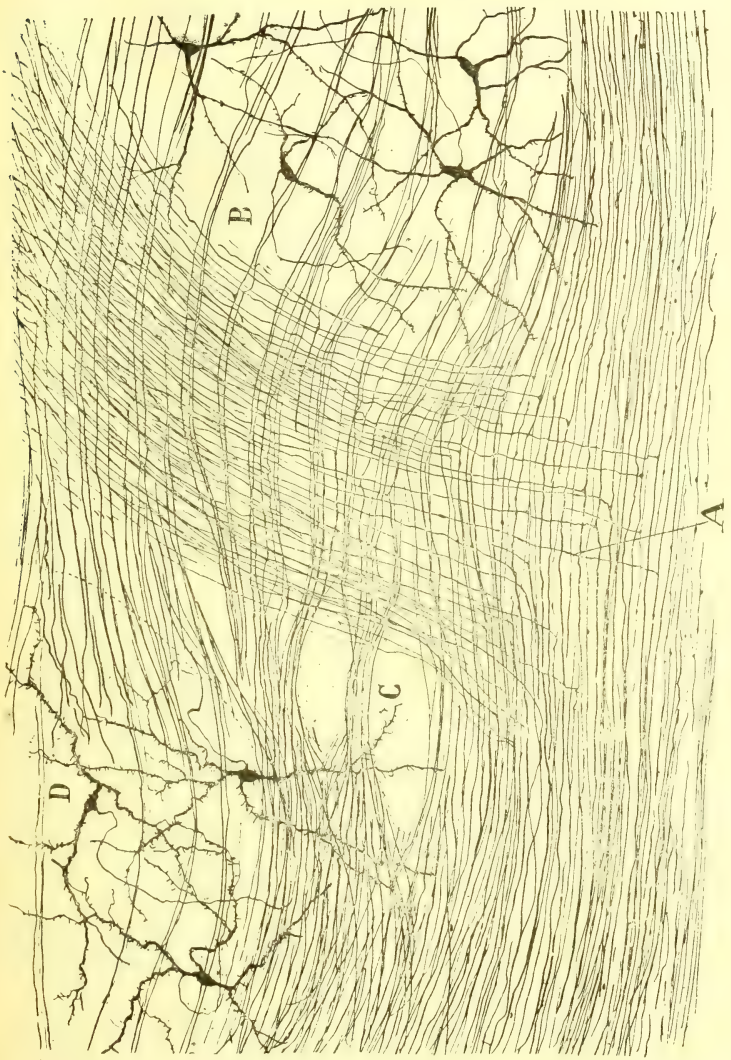


Fig. 620.—Trozo de un corte sagital de la región hipotalámica del gato de pocos días.—A, colaterales del pedúnculo cerebral constitutivas del haz de Forel ; B, substancia nigra ; D, cuerpo de Luys ; C, cuerpos de Luys accesorios.

cuerpo de Luys, otros de la misma vía motriz, de la que representan fibras aberrantes ó desviadas, otros, en fin, continuados quizá con la vía central del trigémino ó con tubos ascendentes de la substancia reticular de la protuberancia y calota. Finalmente, las mencionadas colaterales, haciéndose de cada vez más internas y posteriores, se sitúan debajo de

la vía sensitiva, á la cual cruzan en parte muy oblícuamente, para abordar por fin la substancia reticular gris de la calota é ingresar en la cápsula externa del núcleo rojo, más allá del cual, habida cuenta de la confusión de conductores sagitales de esta región, es imposible perseguirlas en los cortes sagitales y algo oblícuos del encéfalo del ratón (figura 621, A).

En su camino inicial, por delante y encima de la *substantia nigra*, las mencionadas fibras emiten alguna colateral y aun se bifurcan, parecien-

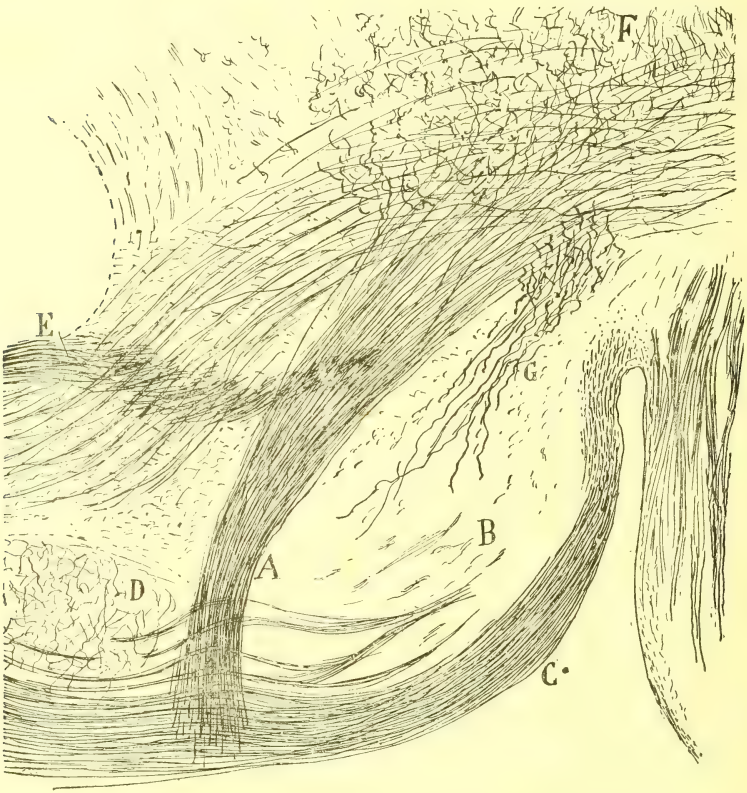


Fig. 621.- Corte sagital oblícuo del hipotálamo del ratón.—A, cordón de Forel; B, subtantia nigra; C, pedúnculo cerebral; D, cuerpo de Luys; E, vía sensitiva; F, núcleo rojo; G, via nacida de la substantia nigra.

do algunas ramas terminarse en las células intersticiales del sistema que nos ocupa. Por esta razón, en un principio nos habíamos inclinado (1) á reputar dicho foco intersticial como el paraje de terminación exclusiva del manojo motor hipotalámico; pero el estudio de preparados de Nissl, donde se revela la poca importancia de este núcleo intrafascicular, por

(1) *Cajal*: *Loc. cit. Rev. trim. micr.* Vol. V, 1900.

comparación con la enorme cuantía de las colaterales que lo surcan, y el hecho de no haber sorprendido en muchísimas de éstas ramificación ninguna desde su arranque hasta su proximidad al núcleo rojo, nos obligan á admitir que el fascículo de Forel y campo de este nombre representan, por lo menos en su porción principal, una vía larga destinada á terminarse en focos todavía ignorados del cerebro medio, y acaso del bulbo.

¿Cuáles son estos focos? ¿Debemos estimar como principal estación terminal del importante sistema de colaterales motrices que nos ocupa, el núcleo rojo? Esta hipótesis tiene en su abono, además de nuestras observaciones anatómicas en los pequeños mamíferos, los experimentos de Déjerine, que ha reconocido en el hombre la llegada del *campo de Forel* á la cápsula del núcleo rojo, más allá de la cual no pudo seguirlo. Por nuestra parte, hemos sometido á examen detenido nuestros mejores cortes sagitales del núcleo rojo y cordón de Forel, y aunque la complicación de los conductores que por fuera y delante de este núcleo se entrecruzan, hace difícil el análisis, hemos comprobado en algunos casos bifurcaciones y ramificaciones penetrantes en el *nucleus ruber* que parecían continuadas con las fibras de la vía motriz colateral aludida.

Aunque faltan datos analíticos más precisos para fallar en definitiva, no ocultaremos que la hipótesis de una terminación parcial ó total del cordón de Forel en el núcleo rojo, nos complace singularmente, porque viene á llenar un vacío de la observación anatómica. En efecto, es sabido que el núcleo rojo constituye un centro reflejo, unido probablemente á los núcleos motores bulbares y protuberanciales (y acaso también á los medulares), mediante una vía centrífuga descendente en él nacida, el *fascículo de Monakow*. Recuérdese que nuestras observaciones han probado que este haz rubro bulbo-espinal emite durante su curso colaterales para los focos motores bulbares, singularmente para el del facial. Ahora bien, el fascículo de Forel y campo de igual nombre, vendrían de esta suerte á representar el puente de conexión del núcleo rojo con la vía piramidal. Las fibras descendentes ó cortico-rúbricas que los autores, singularmente Déjerine, han señalado, se identificarían también con este importante sistema motor.

El juicio que acabamos de estampar sobre el origen y naturaleza del *cordón lenticular de Forel*, y *campo de Forel*, echa por tierra las opiniones corrientes sobre este punto.

Forel (1), el sabio neurólogo suizo, descubridor de este sistema de tubos subtalámicos, creyó que provenía del núcleo lenticular del cuerpo estriado, opinión á que se han adherido casi todos los autores.

(1) *Forel*: Beitrage zur Kenntniss des Thalamus opticus. Zurich, 1872.
— Untersuchungen uber die Haubenregion. *Arch. f. Psychatrie*. Bd. VII, 1877,

Monakow (1), Mahaim (2), De Sanctis (3), dibujan bien este haz, coincidiendo en sus apreciaciones con Forel.

En cuanto á Kölliker (4), que lo ha estudiado también en preparados de Weigert del conejo y gato, hácelo provenir de la cápsula interna, de la cual se desprendería en la región hipotalámica para penetrar ó formar parte del *cordón de la calota* del cuerpo mamilar, después de haber marchado cierto trecho adosado á los pilares anteriores del fornix. Pero, además del citado origen, dicho sabio acepta, para algunos haces del sistema que nos ocupa (que Kölliker separa de la vía principal con el nombre de *fascículos perforantes*) una procedencia de la cinta óptica. En sus dibujos aparecen estos últimos haces atravesando, por planos diversos, el pedúnculo cerebral y continuándose con los tubos ópticos subyacentes.

Déjerine (5) reconoce con exactitud el curso y conexiones topográficas del cordón peduncular que nos ocupa, pero se engaña igualmente en cuanto á la procedencia. Fundándose en un notable caso anatomopatológico (*caso Gardette*) en el cual el cerebro encerraba dos focos necróticos, uno en la corteza motriz y otro en el tálamo, en pleno campo de Forel, afirma que dicho sistema centrífugo emana del *núcleo lenticular*, prolongándose hasta la cápsula del núcleo rojo, después de formar el *haz lenticular* de Forel y el *campo* de igual nombre. Ignora Déjerine si las fibras de esta vía peduncular se terminan en el núcleo rojo ó caminan más allá; reconoce solamente que las gotas grasientas de la prolongación posterior del campo de Forel no pueden seguirse más atrás del citado foco. Mas como la degeneración aludida (la lesión talámica residía en el *campo de Forel*) era ascendente y descendente á la vez, deduce que en dicho *haz lenticular* de Forel se comprenden dos especies de fibras, unas centrípetas y otras centrífugas. Empero del examen de las figuras de Déjerine (figs. 304 y 305 del libro de este sabio) no se infiere necesariamente que el *cordón lenticular* de Forel proceda del cuerpo estriado; precisamente en dichos dibujos se presenta la vía motriz completamente degenerada, reconociéndose que, justamente del paraje de máxima degeneración del pedúnculo cerebral, brota un rastro tupido de gotas grasientas, prolongado con el susodicho cordón de Forel y campo H^3 de este autor. En presencia de tales aspectos cabe, en rigor, sacar la inducción de un origen lenticular, sobre todo, si, cual afirma Déjerine, existen fibras degeneradas en el foco inferior del cuerpo estriado; pero nos parece mucho más natural y legítima esta otra interpretación: dado que la degeneración consecutiva al foco necrótico de la corteza motriz ha atacado á un tiempo la vía piramidal y el haz de Forel, debemos suponer

(1) *Monakow*: Einiger uber secundare Degeneration im Gehirn. *Corresp. Blat. f. Schweiz Aertze*, 1896.

— Ueber einige dursch Extirpation circunscripter Hirnrindenregionen bedingte Entwickelungshemmungen des Kaninchenhirn. *Arch. f. Psych.* Bd. XII.

— Experimentelle und pathol-anatomische Untersuchungen ueber die Haubenregion, den Sehhugen und die Regio subthalamica nebst Beitragen zur Kenntniss früh erworbener Gross u. Kleirnhirndefecte. *Arch. f. Psychatr.*, 1895, Bd. XXXII.

(2) *Mahaim*: *Arch. f. Psychatrie*. Bd. 25.

(3) *De Sanctis*: *Ricer. f. n. Labor. d'Anat. di Roma*. Vol. IV. p. 127.

(4) *Kölliker*: Lehrbuch der Gewebelehre. Bd. II. 1895.

(5) *Déjerine*: Anatomie des centres nerveux. Vol. II.

que estos sistemas son continuación el uno del otro. Naturalmente, para que tal inducción fuera posible, era indispensable conocer un hecho que Déjerine no alcanzó: el origen peduncular, mediante colaterales, del referido *cordón lenticular*.

Núcleo de la stria thalami. — Detrás de la porción profunda ó inicial de la *stria thalami*, por debajo y dentro del foco dorsal, yace un diminuto núcleo de corpúsculos menudos, multipolares, cuyas conexiones no hemos podido esclarecer. En él existe un plexo delicado de colaterales llegadas de fascículos sagitales de proyección y de otros sistemas de procedencia enigmática. El foco en cuestión, según se aprecia en la figura 602, G, se prolonga hasta el intervalo existente entre la estría talámica y las columnas del fornix, de las cuales no es dudoso que recibe colaterales arborizadas.

Núcleo subventricular. — En los preparados de Nissl del tálamo del conejo y en las secciones comprensivas del ganglio sensitivo y foco romboidal, la cavidad ventricular subsiguiente á la comisura blanda, contiene inmediatamente por debajo del epitelio una ó dos hileras de células ovoideas ó piriformes voluminosas, cuyo protoplasma ostenta gran riqueza cromática (fig. 604, T). No habiendo logrado impregnar estos elementos por el cromato de plata, ignoramos la morfología real y conexiones de esta singular masa gris de la línea media.

CUERPO MAMILAR

El *cuerpo ó tubérculo mamilar* es una eminencia superficial redondeada, blanquecina, situada en la base del cerebro, entre el *tuber cinereum* y el espacio interpeduncular. En el hombre, culmina notablemente en la cara inferior del entrecerebro; pero en los animales de laboratorio (gato, conejo, conejillo de Indias), sobresale poco, hallándose como oculto en el citado espacio perforado que en los roedores es muy angosto y semeja una hendidura transversal (repliegue *mamilo-protuberancial*).

Los cortes frontales del cuerpo mamilar del hombre nos presentan este ganglio como una masa gris vecina del rafe, en el cual, y separando en parte ambos ganglios, asoma un divertículo del ventrículo medio. En los carniceros y roedores, falta esta prolongación ventricular, apareciendo los dos cuerpos mamilares soldados por una delgada tira maciza de substancia neuróglica.

El tubérculo mamilar consta, según demostró Gudden, de dos focos íntimamente soldados : el *interno ó principal*, que constituye casi todo el ganglio, y el *externo*, mucho más pequeño, de figura semilunar, que se aplica á la periferia externa de aquél, contorneándolo, pero sin formar eminencia al exterior. A guisa de revestimiento antero-superior del núcleo interno, existe, además, una zona gris de aspecto algo especial, que

cabría llamar, según hemos hecho nosotros (1), *foco limitante*. En fin, guarneciendo la cara infero-posterior del foco interno, se muestra una capa de substancia blanca, á la que debe esta masa su color, designada cápsula del *cuerpo mamilar*.

Núcleo mamilar interno. — Consiste en una masa gris relativamente pobre en fibras meduladas, que contiene infinidad de células nerviosas separadas por plexos intersticiales. Vistas en los preparados de Nissl, se echa de ver que son pequeñísimas y encierran un protoplasma escaso, sin cromatina ó sembrado de finísimos granos basiófilos. Del cuerpo poliédrico ú ovoideo, parten finas dendritas difíciles de seguir. Un examen cuidadoso del ganglio, con ayuda del obj. 1'30 apocr., y en cortes de

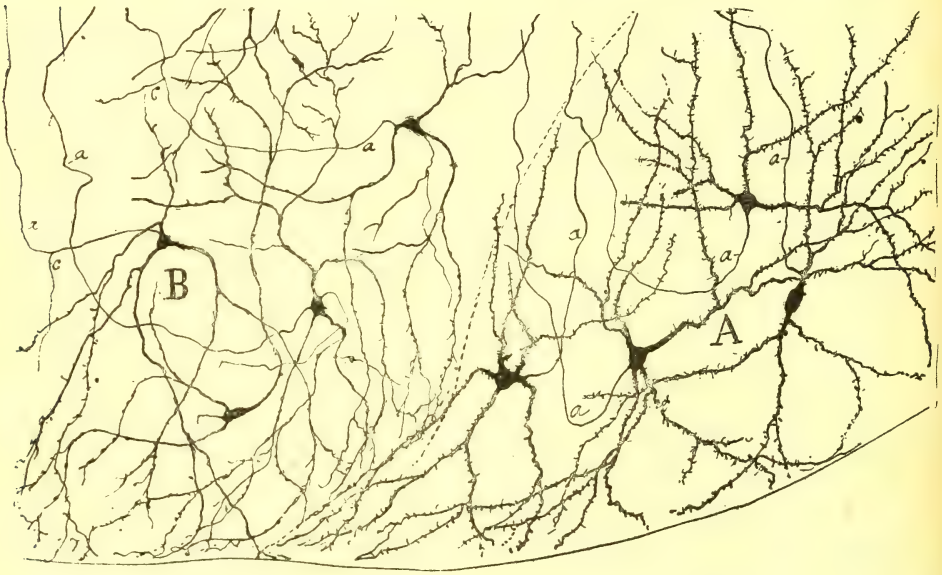


Fig. 622.—Corte frontal de un trozo de los núcleos mamilares del gato de ocho días. — A, foco mamilar externo ; B, pequeño fragmento del núcleo mamilar interno ; *a*, axon ; *c*, colateral.

Nissl fuertemente coloreados, revela que las células están, por lo común, dispuestas en pléyades ó islotes, entre las cuales median listas ó espacios claros con tal cual núcleo neuróglico, espacios donde se concentran las dendritas de las neuronas limítrofes. Los citados elementos abundan mucho en la región inferior y externa del ganglio, y se advierte que su talla tiende á aumentar conforme nos acercamos al ganglio limitante, que es de 10 á 12 μ, en donde los somas, de forma de huso y más ricos en protoplasma, alcanzan ya un diámetro máximo de 14 μ.

En los preparados de Golgi procedentes del gato de pocos días, afec-

(1) *S. R. Cajal:* Estudios talámicos.—II. El pedúnculo mamilar. *Trab. del Lab. de Investig. biol.* Vol. II, 1903.

tan las células del foco interno disposición multipolar con largas dendritas vellosas ramificadas, que han sido bien representadas y descritas por Kölliker (fig. 622, B). En las células centrales, tales expansiones irradian en todos sentidos, pero en las yacentes no lejos de la cápsula, dominan las orientadas normalmente á la superficie; en fin, no pocas de las nacidas del cabo inferior del cuerpo, trazan una curva para hacerse superficiales. A menudo, como ha visto Kölliker, las dendritas acaban por un penacho

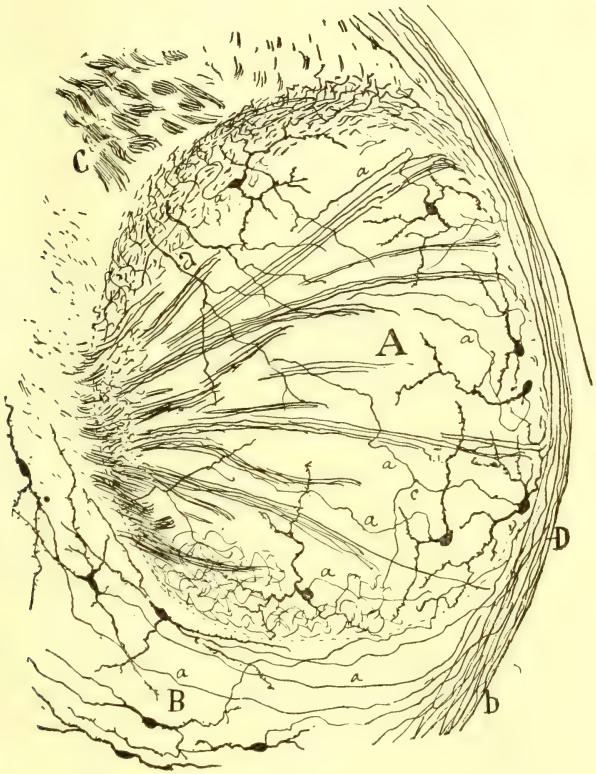


Fig. 623.—Corte sagital del foco mamilar interno del ratón.—A, foco; D, cápsula; C, cruce del fornix.

espinoso. Estos penachos, y en general todas las finas ramificaciones protoplásmicas, concéntranse en los islotes pálidos antes citados, donde se ponen en contacto con los plexos nerviosos de que luego hablaremos. Naturalmente, las preparaciones del foco mamilar del ratón recién nacido ó de pocos días, presentan, según aparece en las figs. 623 y 636, células de arborización dendrítica más simple, como embrionaria.

En cuanto á los corpúsculos del *núcleo limitante* (fig. 623, B), suelen tener talla algo mayor que los precedentes figura en huso, orientada en

sentido vertical y, en fin, dendritas polares ascendentes y descendentes sobriamente ramificadas.

El axon de las células del foco interno es fino y marcha flexuoso durante su trayecto originario, circunstancia que impide á menudo sorprender su paradero. Sin embargo, estudiándole con gran cuidado en los cortes axiales del encéfalo del ratón recién nacido, cabe observar, según reconocimos nosotros hace tiempo (1), que, tras un trayecto irregular variable, ingresa en uno de los hacecillos ascendentes constitutivos de la vía mamilar eferente, continuada más arriba con los cordones de Vicq d'Azyr y de la calota de Gudden. En su itinerario flexuoso inicial emiten, aunque con rareza, alguna colateral ramificada en el espesor del ganglio.

Cuando se examinan cortes axiales del cuerpo mamilar del conejo ó cobaya coloreados por Weigert, adviértese que algunos fascículos muy posteriores de la mencionada vía eferente (fig. 624, *a*) parecen salir de

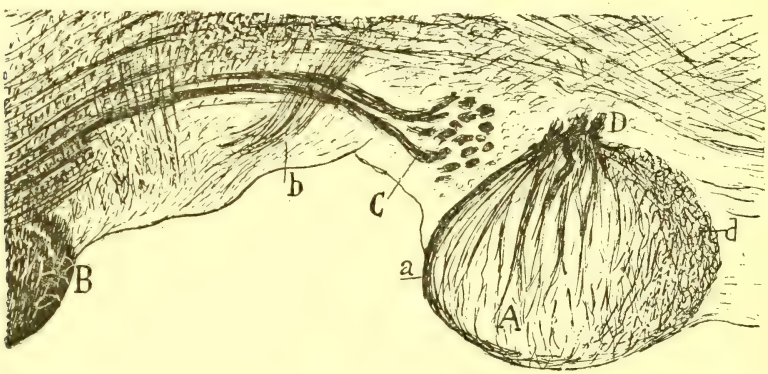


Fig. 624. — Corte sagital del foco mamilar interno y región interpeduncular del *cavia cobaya*. (Método de Weigert). — A, foco mamilar interno ; B, protuberancia ; C, cruce de las columnas anteriores del fornix ; *a*, cápsula mamilar ; *b*, foco limitante.

la cápsula. Esta circunstancia, fácil también de apreciar en los preparados de Golgi (fig. 623), hace presumir que muchos axones originados en el núcleo interno marchan, desde luego, hacia la cápsula, corren por ella de adelante atrás y descendiendo por la región posterior del ganglio, se incorporan á los fascículos de la vía eferente ó centrífuga.

Núcleo externo. — Según mostramos en la figs. 630, B, y 634, E, posee aspecto falciforme residiendo en el lado externo del cuerpo mamilar, cerca del surco mamilo-peduncular y costeando estrechamente por su porción basilar ó externa, las columnas anteriores del fornix. Vistas en los preparados de Nissl, sus células se muestran fusiformes ó triangulares y

(1) *S. R. Cajal:* Apuntes para el estudio del bulbo raquídeo, etc., 1895.

afectan talla mayor que las del foco interno (de 18 á 24 μ) de las que se diferencian además por su riqueza en cromatina protoplásmica. A más de los grumos basiófilos, el protoplasma exhibe una reticulación bastante bien coloreable por el azul de metileno. A semejanza del foco interno, estos corpúsculos se ordenan en pléyades ó islotes separados mediante plexos pálidos.

Teñidos con el cromato argéntico, presentan los elementos del foco externo un soma voluminoso y largas y no muy ramificadas dendritas. En la fig. 525, A, que reproduce una sección sagital muy lateral del cuerpo mamilar del ratón, se ve que las expansiones marchan sin orientación precisa en todas direcciones (fig. 622, A).

Tocante á los axones, cuyo curso inicial laberíntico no exhibe ninguna colateral, no es posible perseguirlos. Examinando, no obstante, cortes frontales coloreados por Weigert ó por el método de la hidroquinona (1) puede observarse con toda evidencia, que un sistema de tubos nacidos en el núcleo externo (fig. 632, E), contornea por dentro el fornix é ingresa en el lado externo de la vía eferente principal. Para nosotros, es, pues, indudable que los axones procedentes del núcleo mamilar externo no constituyen, según han creído equivocadamente los autores, el pedúnculo mamilar, sino que engendran conjuntamente con el foco interno el cordón de Vicq d'Azyr y el de la calota del Gudden. Más adelante expondremos otras razones que abonan este dictamen.

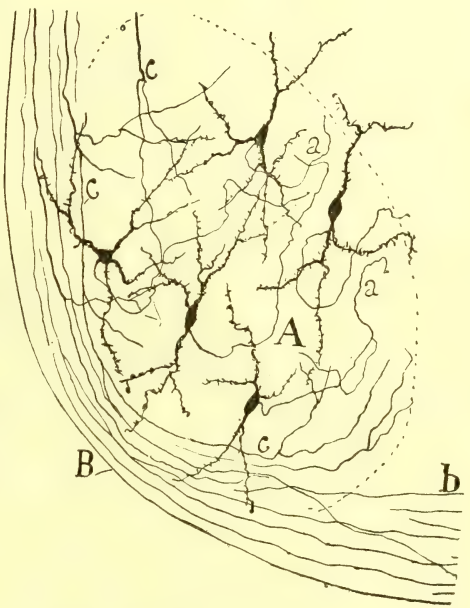


Fig. 625. — Corte sagital del foco mamilar externo del ratón.—A, núcleo externo; B, cápsula fibrosa de éste; *c*, ramas del pedúnculo mamilar; *b*, fibras que pasan al *tuber cinereum*.

En cuanto á los axones del foco limitante, marchan constantemente hacia abajo, costean la porción anterior del foco y se pierden en una lámina blanca en parte continua con la cápsula.

Vías del cuerpo mamilar.— El doble ganglio mamilar posee, como los focos talámicos superiores, una vía sensorial ó ascendente, el *pedúnculo del cuerpo mamilar;* otra superior ó cortico-talámica, las *columnas ante-*

(1) *S. R. Cajal:* Estudios talámicos, etc., 1903.

riores del fornix, y otra mixta centripeto-centrífuga, representada por el *haz* de Vic d'Azyr y *cordón de la calota*. Añadamos aún una vía accesoria, probablemente descendente, de composición enigmática, la *cápsula mamilar*.

Pedúnculo mamilar. — A los lados del espacio interpeduncular y costeando casi paralelamente el borde interno del pedúnculo, existe un cordón aislado, blanco, robusto, compuesto de tubos voluminosos fuertemente coloreables por la laca hematoxílica. Este cordón viene de la región de la calota, tórnase superficial en el espacio interpeduncular, cruza por

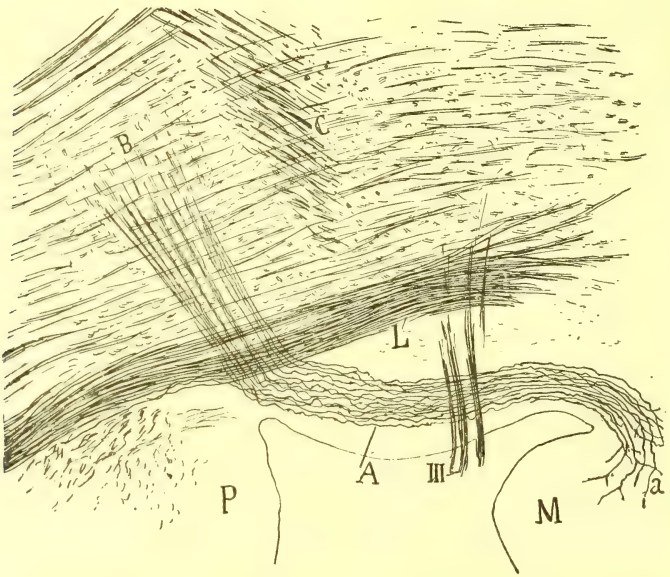


Fig. 626. — Corte sagital del espacio mamilo-protuberancial del gato de pocos días (débil aumento).—A, pedúnculo mamilar ; B, foco de la substancia reticular donde se hace transversal el pedúnculo ; M, cuerpo mamilar ; P, protuberancia ; C, cruce del pedúnculo cerebeloso superior.

entre las raíces del motor ocular común, y aplicándose estrechamente al lado externo y anterior del foco mamilar externo cesa, perdiéndose en el espesor de los focos mamilares (fig. 626, A, y 627, B).

Sobre la significación, origen y terminación de este importante cordón se tenían, antes de aparecer nuestros estudios (1), noticias bastante contradictorias.

Forel (2) reputaba esta via como un trozo desprendido del lemnisco interno y dirigido hacia el foco mamilar, dictamen que ha sido modernamente defendido también por Wallenberg (3), quien ha visto pene-

(1) *S. R. Cajal* : Estudios talámicos, etc., 1903.

(2) *Forel* : Beitrage zur Kenntnis des Thalamus opticus. Zurich, 1872.

(3) *Wallenberg :* Secundäre sensible Bahnen im Gehirnstamme des Kaninchens, etcétera. *Anat. Anzeiger*, n° 4 u 5, 1900.

trar en el pedúnculo un segmento importante de la vía sensitiva central. Ganser (1) puso su fuente en la *substantia nigra*, desde la cual marcharía al citado núcleo. En sentir de Honneger (2), el pedúnculo mamilar representa un complexo de fibras, toda vez que en él ingresarían fascículos de la columna del fornix de ambos lados y conductores llegados de la *zona incerta* bilateral. Algún autor, como De Sanctis, niega toda relación entre el cuerpo mamilar y el pedúnculo de este ganglio (3).

Kölliker ha defendido modernamente un parecer que se aparta bastante de los anteriores. Según el sabio de Würzburgo (4), esta vía emana del núcleo mamilar externo, donde residen sus células de origen; marcha á seguida hacia arriba y atrás sagitalmente, colocándose entre la *substantia nigra* y el lemnismo interno, y se pierde finalmente en la substancia reticular de la calota. En otro pasaje añade este autor que se termina probablemente en el ganglio tegmental dorsal de Gudden, es decir, en el mismo acúmulo gris, donde se diseminan las fibras nacidas en el ganglio interpeduncular.

Déjerine (5), que ha estudiado dicho cordón en el hombre y en el conejo, sirviéndose del método de Weigert, acepta también que sus fibras proceden del foco mamilar externo, desde el cual marchan hacia atrás para irradiar por la calota ; una parte de ellas cruza el lemnisco interno; otra se dirige como al *locus niger*; en fin, otra muy principal rodea el haz de Meynert, atraviesa la decusación del pedúnculo cerebeloso superior, concurriendo á formar los haces longitudinales de la substancia reticular de la calota, y gana finalmente los focos tegmentales dorsal y ventral.

Resulta, pues, de estas dos últimas opiniones, que el pedúnculo representa la vía eferente ó centrífuga del núcleo mamilar externo, opinión que produce en el ánimo de todo el que haya estudiado con algún detenimiento la organización del entrecerebro dos sorpresas: consiste la primera en la desproporción enorme entre la exigüidad del foco mamilar externo, cuyas células son muy poco numerosas, y la robustez notable del pedúnculo mamilar; es la segunda la ausencia, al parecer, en el aparato mamilar de toda vía aferente principal, toda vez que las columnas del *fornix*, consideradas generalmente como la corriente sensorial, no contraen, según veremos más adelante, sino exíguas conexiones con el núcleo mamilar y tienen, además, la representación de una vía corticotalámica.

Contrariamente á la aserción de los citados sabios, nuestras observaciones demuestran, sin la menor duda, que el pedúnculo del cuerpo mamilar es una vía ascendente ó sensorial terminada en los dos focos mamilares, así como en el núcleo limitante.

He aquí el resumen de nuestros trabajos:

(1) *Ganser* : Vergleichend-anat. Studien über das Gehirn des Maulwurfs. *Morphol. Jahrb.* Bd. VII, 1881.

(2) *Honneger :* Vergleichend-anatomische Untersuchungen ueber den Fornix, &. *Rec. de Zoologie suisse.* Vol. V, 1890.

(3) *De Sanctis: Loc. cit.*

(4) *Kölliker :* Lehrbuch der Gewebelehre. Bd. II.

(5) *Déjerine :* Anatomie des centres nerveux, tomo II, p. 303.

Origen del pedúnculo mamilar.—En ciertos preparados del ratón, conejo y gato, el cordón peduncular consta en su origen de dos corrientes convergentes: 1.ª, la *corriente principal* se desprende, en la región de la calota, de un grueso de tubos arciformes situados por debajo del pedúnculo cerebeloso superior. Tales conductores cruzan casi perpendicularmente la vía sensitiva central, caminan en seguida hacia adentro y

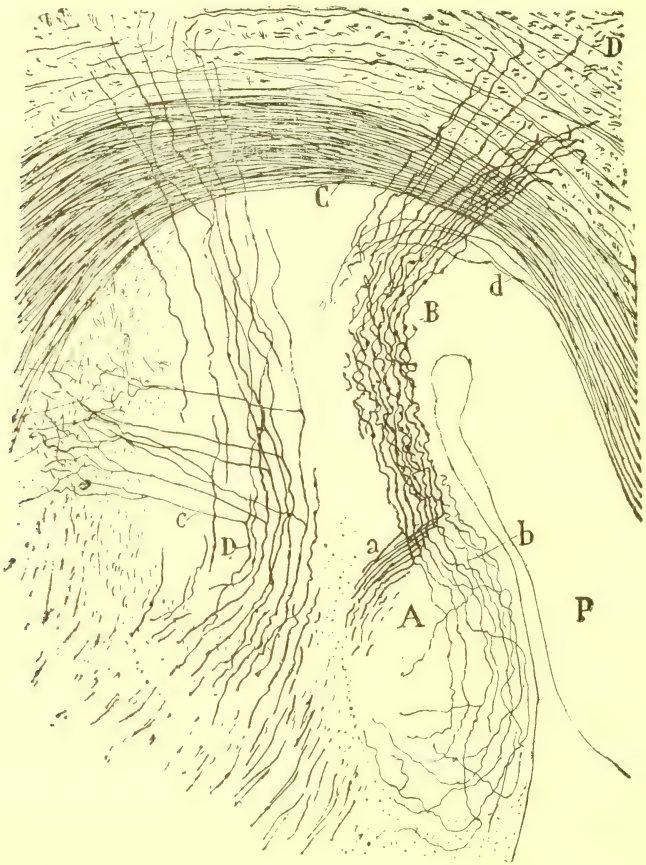


Fig. 627.—Trozo de un corte sagital del hipotálamo y región de la calota del ratón. —A, foco mamilar externo; B, pedúnculo del cuerpo mamilar; C, vía sensitiva; D, vía olfativa de proyección llegada del cerebro frontal; *a*, rama anterior del pedúnculo mamilar; *b*, rama posterior del mismo; P, protuberancia; *d*, fibras del pedúnculo que parecen desprenderse de la vía sensitiva.

abajo é ingresan en el pedúnculo; 2.ª, la *corriente interna ó accesoria*, poco aparente en el ratón y conejo (fig. 627, *d*), algo más desarrollada en el gato y perro, emana del lemnisco interno, según parecen haber visto Forel y Wallenberg. Como se ve en la fig. 627, *d*, dichas fibras incorpóranse al lado anterior del cordón peduncular, ingresando con las otras en el pedúnculo mamilar.

Esta doble procedencia del pedúnculo mamilar aparece con mucha claridad en los cortes horizontales de la región interpeduncular del gato (fig. 628, *a*, *b*); pero para juzgar del modo de origen y de la considerable importancia del contingente calotal, son más expresivos los cortes sagitales como el que reproduce la fig. 626, A, en la cual la preparación copiada, por uno de esos azares no muy raros en el método de Golgi, exhibía completa y casi exclusivamente impregnando el pedúnculo ma-

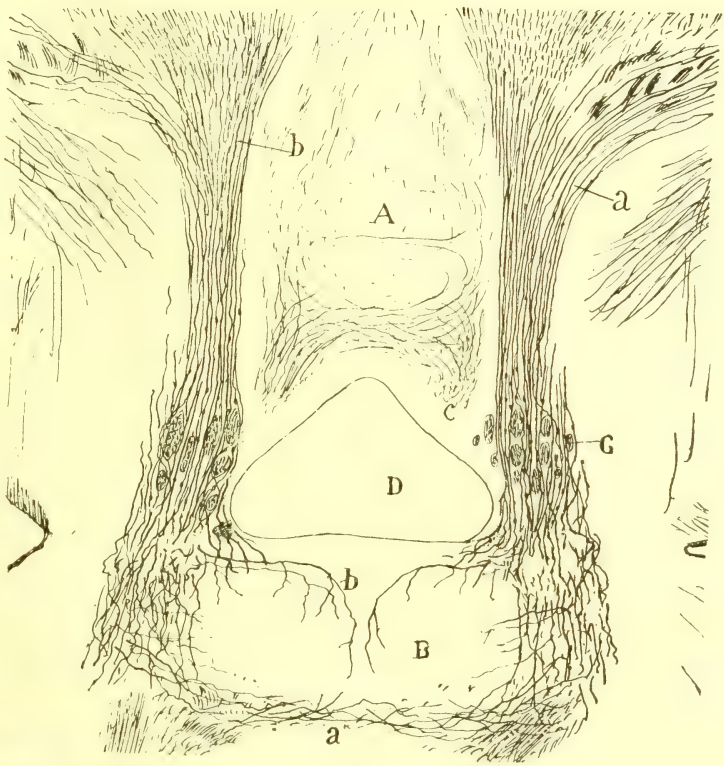


Fig. 628. — Corte horizontal muy inferior del pedúnculo cerebral y cuerpo mamilar del gato de ocho días. — A, ganglio interpeduncular; B, foco mamilar interno; D, pliegue mamilo-protuberancial; G, raíces del motor ocular común; *a* y *b*, los dos segmentos de origen del pedúnculo mamilar. — Nota. Las letras *a* y *b* repetidas en la porción inferior de la figura, representan ramas internas posteriores y anteriores del pedúnculo para el foco mamilar interno.

milar. Repárese que llegada caudalmente esta vía á la proximidad de la protuberancia y á un plano situado por detrás del cruce del pedúnculo cerebeloso superior, traza un ángulo obtuso, atraviesa por entre los haces del lemnisco interno y asciende dividido en manojillos paralelos á través de un foco gris de la substancia reticular protuberancial, verosímilmente el *central superior* de Bechterew, para tomar en definitiva dirección transversal y cruzar probablemente el rafe.

Terminación del pedúnculo mamilar. — Hemos citado ya la opinión de Kölliker y Déjerine, quienes admiten una relación estrecha entre el foco mamilar externo y el pedúnculo. En efecto; nada más fácil que sorprender en los cortes frontales seriados, coloreados por Weigert-Pal, la entrada en dicho núcleo de fibras pedunculares Como se aprecia en la fig. 633, A, estas fibras, que destacan por su gran robustez de todas las que surcan los focos mamilares, marchan de arriba á abajo y un poco de fuera á adentro, abordan el núcleo externo por su lado postero-superior; pasan luego, formando hacecillos, por entre las células de éste y se pierden, incurvándose y cambiando de dirección en toda la extensión del citado foco. Estos preparados de Weigert, singularmente del cavia y del ratón, revelan ya un hecho que ha pasado desapercibido de los neurólogos, á saber: que una buena parte, quizá la mayoría, de las fibras del pedúnculo, tuercen hacia adentro, haciéndose transversales, y asaltan el foco mamilar interno, donde se pierden (fig. 633, D). Resulta, pues, que el pedúnculo mamilar no se relaciona solamente con el foco externo, sino con ambos núcleos, circunstancia importante que disipa del ánimo la extrañeza causada por la suposición de que una vía tan robusta como la citada estuviera exclusivamente consignada al exíguo núcleo externo.

Mas, como es natural, las preparaciones de Golgi son infinitamente más demostrativas. Estos preparados nos revelan, además, una disposición preterminal interesante: que la fibra destinada al foco externo representa, muy á menudo, la rama de bifurcación del tallo consignado al núcleo principal ó interno. Nada más fácil que sorprender las bifurcaciones pedunculares en los cortes sagitales del encéfalo del ratón. Según aparece en la fig. 627, *a*, *b*, en cuanto el cordón aborda el cabo superior del núcleo mamilar externo, surgen las divisiones, que tienen lugar en Y, resultando dos órdenes de ramas: *anteriores* y *posteriores*.

Las *ramas anteriores*, que son también algo internas (*a*), destacan por su notable espesor, costean durante breve trayecto el borde posterior del foco mamilar externo, y se hunden rápidamente hacia adentro, es decir, en el foco mamilar interno. Como el corte sagital pasa justamente por el espesor del foco externo, es imposible perseguirlas hasta su término. Las *ramas posteriores*, que son también descendentes (*b*), afectan menor espesor que las precedentes, de quienes semejan, á menudo, meras colaterales; se instalan en las capas superficiales del citado núcleo externo, y se ramifican y acaban en el espesor de éste, después de trazar arcos más ó menos concéntricos de concavidad anterior y de emitir tal cual colateral en su itinerario intraganglionar.

En los citados cortes sagitales, se aprecia bien que el paraje de las divisiones corresponde, según dejamos dicho, al borde superior del foco mamilar externo; mas, con ser el principal, no es éste el único sitio

donde se hallan bifurcaciones. En la fig. 629, A, que reproduce un corte axial del foco mamilar externo del ratón, se sorprenden también dicotomías á diversas alturas de este último núcleo, incluso en el borde infero-anterior del mismo. Algunas pocas pueden todavía continuar adelgazadas hacia adelante y hacia abajo, y asaltar la región del *tuber cinereum* (fig. 629, *d*).

Curso y terminación de la rama gruesa ó interna.— Ya en las preparaciones provenientes del ratón de pocos días se nota, á menudo, que la rama interna, por lo general muy robusta, rodea la columna del fornix, tuerce hacia adentro y entra en el foco interno, donde se resuelve en una extensa arborización dilatada por una gran parte del mismo. Pero esta arborización aparece mucho más complicada en el gato, en donde se advierte que tan gruesas fibras terminales suministran en su camino numerosas ramas, las cuales generan un plexo nervioso tupido que abarca la totalidad del foco interno (figs. 630 y 631, *b*). Algunas fibras, después de arborizarse en el núcleo interno de un lado, cruzan serpenteando el rafe y se terminan, ramificándose en el foco contralateral (fig. 630, *e*). Uno de los parajes donde las arborizaciones terminales se concentran más especialmente es la proximidad del rafe, así como la frontera antero-inferior del citado núcleo mamilar interno. La densidad del plexo es tal, que no permite distinguir bien los nidos pericelulares, que parecen confundirse entre sí. En fin, no pocas ramas internas, ó derivaciones de éstas, antes de abordar el núcleo interno, caminan tangenciales ya por el foco limitante anterior, ya por el dorso ganglionar ; ganan el rafe, y haciéndose sagitales, se arborizan en las zonas mamilares próximas á la línea media. En su itinerario capsular, estas fibras emiten colaterales que se ramifican en los territorios grises subyacentes á la cápsula (fig. 628, *b*).

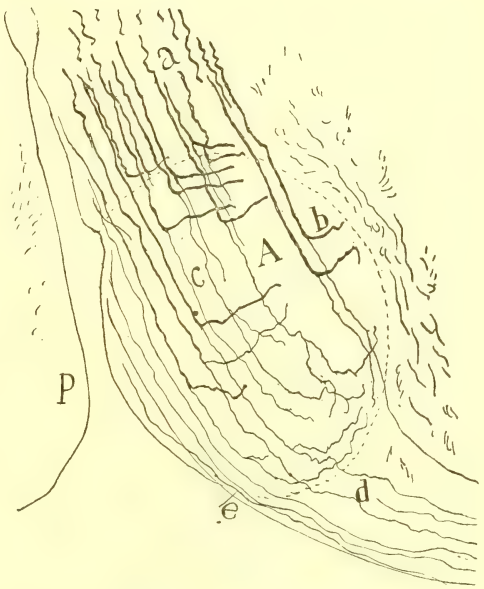


Fig. 629.—Detalles de la bifurcación del pedúnculo mamilar. Corte sagital que pasa por el foco mamilar externo.—A, foco mamilar externo ; P, protuberancia ; *a*, fibras pedunculares aferentes ; *b*, rama interna ; *c*, rama posterior ; *d*, ramas posteriores que parecen ir al *tuber cinerum* (ratón de ocho días).

Curso y terminación de la rama posterior. — Dejamos descrita ya la

distribución de esta rama en el foco mamilar externo del ratón de pocos días, donde se presenta aún poco arborizada y como esquemática. Mas para juzgar bien de la importancia del plexo terminal por ella engendrado, es preciso recurrir á las impregnaciones del gato de quince días. Cuando dicho plexo está completamente coloreado, según se observaba en la preparación que la fig. 630, B, reproduce, muéstrase en todo el foco externo una arborización obscura y apretadísima, exactamente limitada al área de esta masa gris y extendida en ala delgada por la parte lateral de la superficie del centro mamilar interno. Perseguidas las ramas

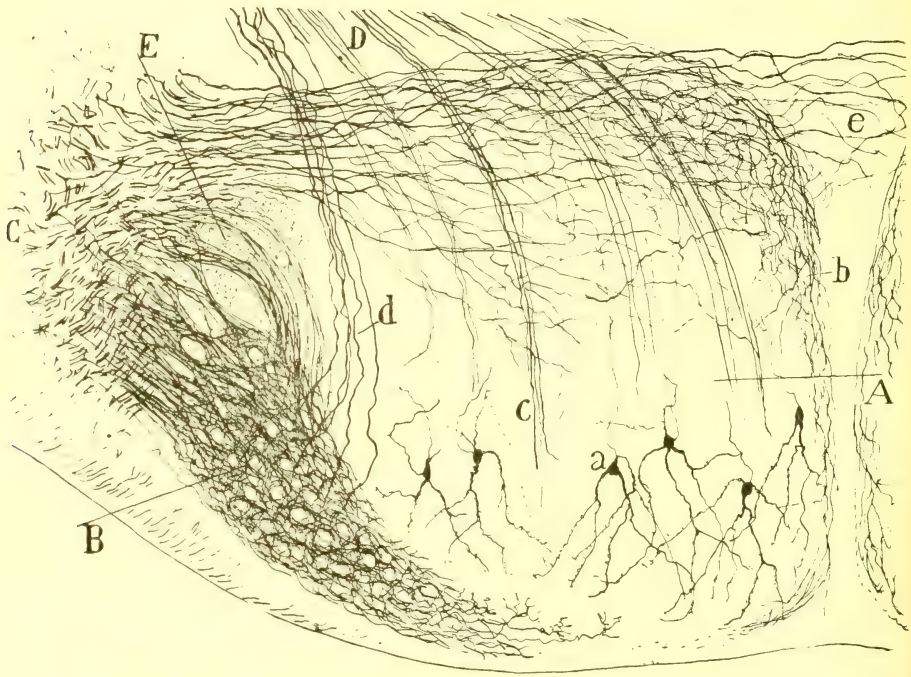


Fig. 630.—Corte frontal de los dos ganglios mamilares del gato de pocos días. — A, núcleo mamilar interno ; B, núcleo mamilar externo con su plexo de arborizaciones formadas por el pedúnculo mamilar ; C, tallos de este pedúnculo cortados de través ; D, manojos de la via mamilar eferente ; F, corte de los haces de la columna anterior del fornix ; *a*, células del foco mamilar interno ; *b*, ramificaciones terminales de las ramas pedunculares internas ; *c*, haces de axones eferentes ; *d*, axones nacidos en el foco mamilar externo ; *e*, comisura formada por el cruce de ramas pedunculares internas.

productoras de este plexo nervioso tupidísimo, se ve que constituyen hacecillos que pasan tanto por debajo de la columna del fornix, como por entre sus haces (que en la fig. 630, F, aparecen cortadas de través), para continuarse, finalmente, con una rama de los tubos gruesos del pedúnculo, tubos que en los cortes frontales se presentan en sección óptica ó casi de punta.

El comportamiento de las ramas del pedúnculo mamilar, se aprecia también en los preparados de Weigert ó de la hidroquinona. Según se reconoce en la fig. 633, B, del macizo de fibras gruesas constitutivas de dicha vía, proceden ramas inferiores finas, destinadas al foco externo y ramas opuestas superiores destinadas al foco interno y situadas, en su origen, encima de las columnas del fornix, inmediatamente por delante del paraje en que éstas se inclinan para decusarse. Del examen comparado de tales preparados con los de Golgi, se viene en conocimiento de que la mayoría de las fibras de lo que los autores llaman comisura intermamilar, representan ramas internas cruzadas del citado pedúnculo, yacentes en el foco limitante (fig. 632, A). Sin embargo, pueden existir también en esta comisura fibras de otro origen.

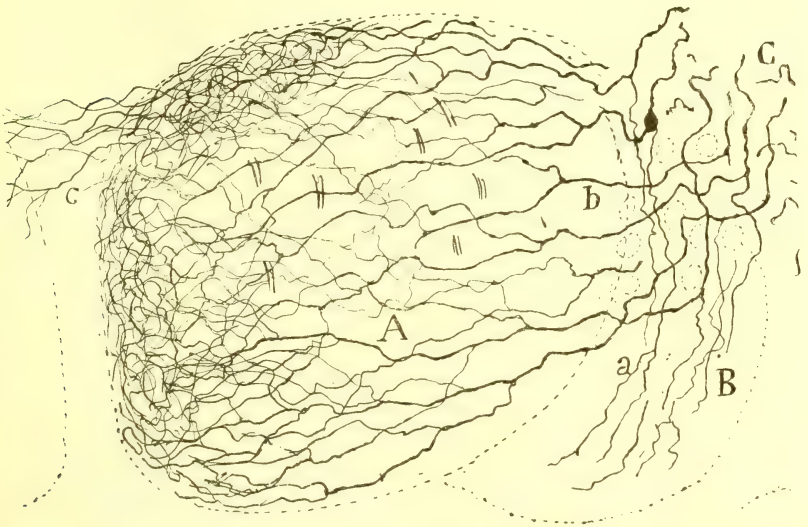


Fig. 631.—Arborizaciones de la rama interna en el foco mamilar interno del gato de pocos días.—A, foco mamilar interno; B, foco mamilar externo; C, tallos del pedúnculo mamilar.

Pilares del fornix ó vía cortico-talámica.— En nuestros primeros trabajos sobre la estructura de los cuerpos mamilares, habíamos descrito algunas colaterales nacidas de los pilares anteriores del trígono cerebral, al nivel del núcleo mamilar externo, y terminadas al parecer en éste y su congénere. Disposición semejante ha sido también señalada por Kölliker. Recientes estudios recaídos en el tálamo del gato, nos permiten añadir que las fibras del fornix no solo dan colaterales, sino ramas internas de bifurcación, las cuales se terminan en los dos focos mamilares, y de preferencia (si hemos de juzgar por nuestros preparados) en el externo. Estas ramas son finas, se ramifican sobriamente y contribuyen á com-

plicar el plexo intersticial del tubérculo mamilar. Algunas fibras nos ha parecido que enviaban una rama de bifurcación á cada núcleo.

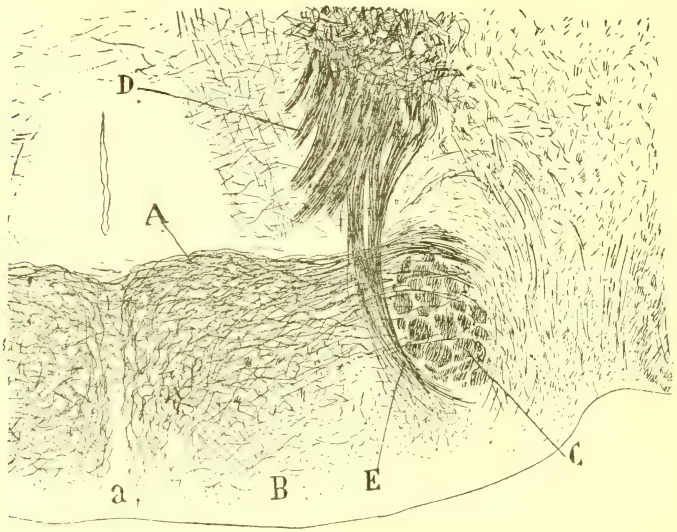


Fig. 632.—Corte frontal del aparato mamilar del cavia adulto (método de la hidroquinona). — A, área rica en fibras en el lado frontal del ganglio mamilar interno; B, zonas superficiales de éste; C, columnas anteriores del fornix; D, vía eferente del aparato mamilar ó cordón *princeps*; E, contingente llegado á esta vía de las células del foco mamilar externo.

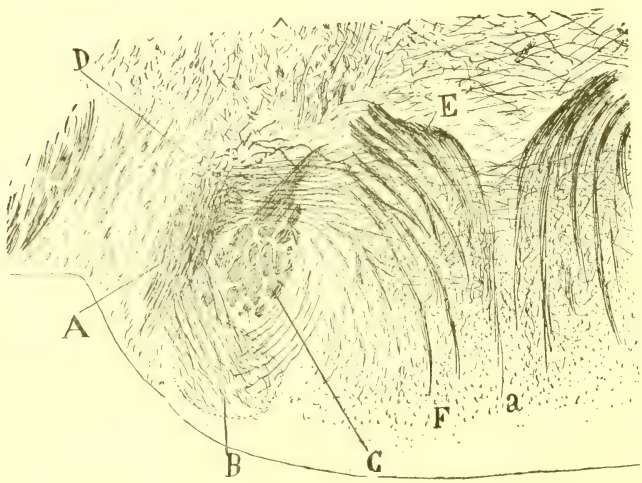


Fig. 633.—Corte frontal más posterior que el precedente del aparato mamilar del cavia adulto (método de la hidroquinona). — A, pedúnculo mamilar; B, ramas para el foco externo; D, ramas para el interno; E, haces de origen del cordón *princeps*; F, foco mamilar interno; *a*, rafe.

Pero estas conexiones no son tan importantes como se había creído. La mayoría de los tubos del fornix no parece emitir rama colateral ó de

bifurcación para los citados ganglios. Los tubos indivisos, así como la continuación de las fibras provistas de colaterales, abandonan el foco mamilar externo, marchan hacia arriba y atrás, y según es bien sabido desde las investigaciones de Gudden, confirmadas por Forel, Ganser, Vogt, Kölliker, Probst, Déjerine, etc., atraviesan la línea media, formando aspa con la vía del lado opuesto, para continuarse en definitiva con tubos descendentes del bulbo raquídeo. Esta importante decusación post-mamilar aparece muy bien en los cortes frontales del tálamo coloreados por Weigert (fig. 634, *b*). En la fig. 624, C, dibujamos también un corte sagital del tubérculo mamilar y bulbo, en que se presentan los haces decusados cortados de través, así como la vía descendente resultante, que puede seguirse fácilmente hasta la protuberancia.

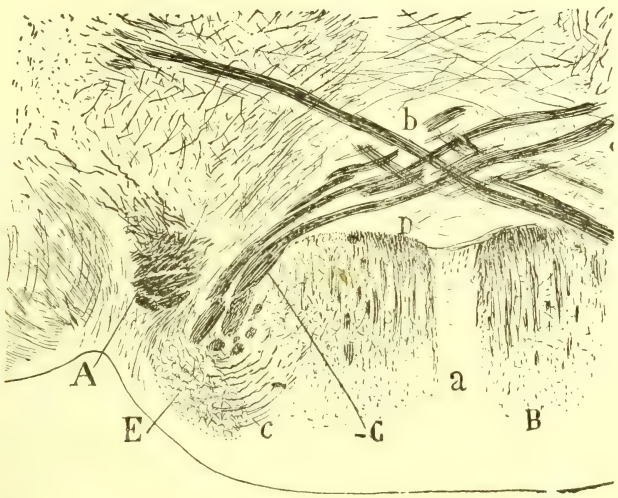


Fig. 634. — Corte frontal muy posterior del aparato mamilar del cavia, que muestra el cruzamiento de las columnas anteriores del fornix. — A, pedúnculo mamilar; B, foco interno; E, foco externo; C, columnas del fornix cruzadas en B.

Fibras de las columnas del fornix incorporadas al pedúnculo mamilar homo y contralateral, según mencionan Honneger, Vogt y otros, no hemos conseguido reconocer. Tampoco hemos sorprendido tubos incorporados á la vía eferente, ó sea al haz de Vicq d'Azyr y fascículo de la calota.

Vía eferente ó centripeto-centrifuga.—Los axones nacidos en los focos mamilares marchan reunidos en manojos, según dijimos más atrás, hacia arriba y adelante, ganan la frontera del foco mamilar interno y engendran un grueso cordón ascendente que penetra hasta lo alto de la región subtalámica.

Las secciones frontales del ganglio mamilar (Weigert-Pal) muestran

con toda claridad los detalles del itinerario de estos hacecillos y el mecanismo de formación de la vía eferente. Cuando dichos cortes interesan el cabo posterior del ganglio al nivel de la decusación del fornix (figura 634, D), preséntanse los hacecillos cortados de través, apareciendo en la frontera superior un área triangular de substancia blanca, correspondiente al punto donde se inicia la mencionada vía ; si la sección pasa por el centro del ganglio, muéstranse ya muchos manojitos sagitalmente seccionados, de curso arciforme, así como un trozo de la vía aferente

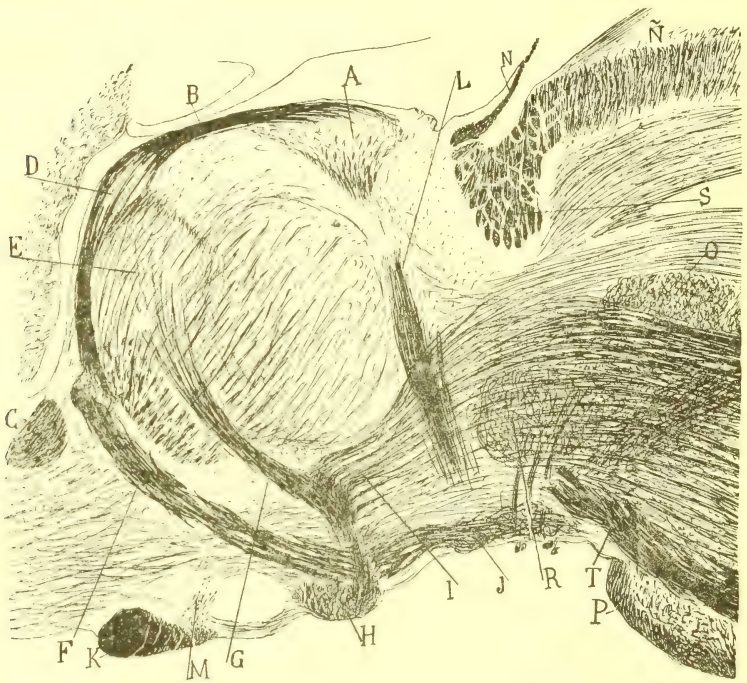


Fig. 635. — Corte sagital del tálamo del cavia. (Método de Weigert-Pal).—A, ganglio de la habénula ; B, estría talámica ; C, comisura anterior ; D, foco angular ; E, foco dorsal ; F, columnas anteriores del fornix ; G, haz d'Vicq de Azyr ; I, haz de la calota de Gudden ; H, cuerpo mamilar ; J, pedúnculo mamilar ; K, kiasma ; L, fascículo de Meynert ; R, núcleo rojo ; T, vía sensitiva ; S, comisura posterior ; N, comisura interhabenular ; P, protuberancia.

(fig. 633, E). Nótese, de pasada, que ninguno de los manojos ascendentes cruzan la línea media, de la que debemos inferir que cada foco mamilar está representado solamente en la vía eferente de su lado. En fin, las secciones más anteriores (fig. 632, D), sobre que revelan claramente las fibras horizontales del pedúnculo mamilar, exhiben la susodicha vía eferente completamente formada, remontándose hacia el piso superior del tálamo. En estos mismos cortes échase de ver que el contingente na-

cido del núcleo externo, se incorpora al cordón aferente en plano más anterior y externo que el emanado del foco interno.

Mas para formar idea cabal del comportamiento ulterior del cordón eferente, es preciso apelar á los cortes sagitales. Particularmente instructivos son los procedentes del ratón y conejo recién nacidos, donde el cromato de plata produce impregnaciones muy completas. En tales

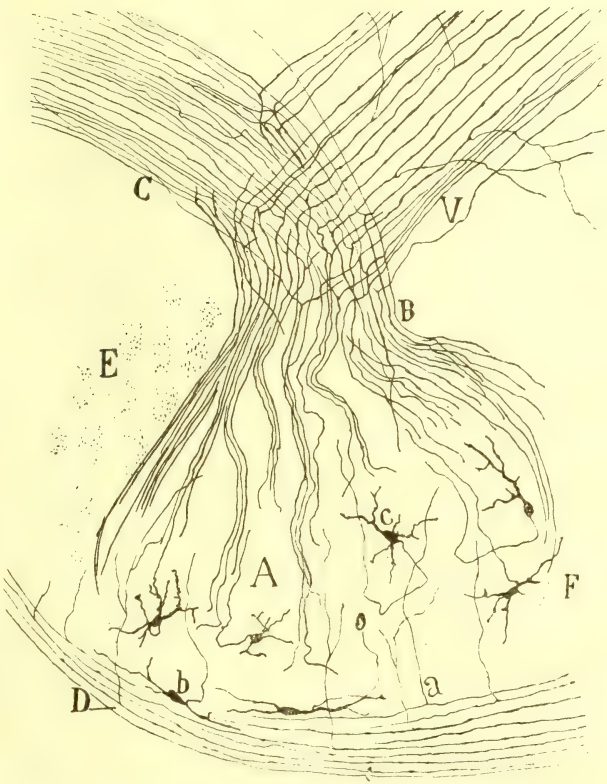


Fig. 636. — Corte sagital del tubérculo mamilar interno del ratón recién nacido. — A, núcleo interno del cuerpo mamilar; B, manojo común de los haces de la calota de Vicq d'Azyr; D, manojo capsular; E, cruce del fornix; F, región anterior del núcleo mamilar interno; C, fascículo de la calota; V, fascículo de Vicq d'Azyr; *a*, colateral del fascículo capsular; *b*, célula fusiforme superficial; *c*, células cuyos cilindros-ejes parecian ingresar en el haz común de la calota de Vicq d'Azyr.

preparaciones se observa un hecho de importancia, descubierto por nosotros (1) en 1895, y confirmado después por Kölliker (2). Los dos haces llamados de Vicq d'Azyr y de la calota prolongados con la vía eferente,

(1) *S. R. Cajal:* Apuntes para el estudio del bulbo raquídeo, cerebelo, etc., XII. Estructura del tálamo óptico, Madrid, 1895.

(2) *Kolliker:* Gewebelehre, Bd. II, p. 514, 1896.

no nacen separadamente en células especiales del tubérculo mamilar, sino que representan ramas de bifurcación de un tallo común.

Según mostramos en la fig. 636, B, la bifurcación de los tallos del *fascículo principal* ó *princeps*, como lo llama Kölliker, afecta la forma de una Y, y se presenta en planos algo diferentes para cada conductor; la *rama anterior*, formadora del haz de Vicq d'Azyr, marcha resueltamente hacia arriba y adelante y acaba, según descubrimos nosotros y ha comprobado Kölliker, en el foco dorsal á favor de extensas arborizaciones libres (véase más atrás *núcleo dorsal*); mientras que la rama posterior, de ordinario más fina (en el conejo sería más gruesa que la otra según Kölliker), se dirige hacia arriba y atrás, describe, en niveles diferentes arquitos de concavidad inferior, gana la región de la calota, aproximándose sucesivamente á la línea media, y, situándose por debajo del fascículo longitudinal posterior, se termina, según expusimos más atrás, en el núcleo rojo, y otros focos no bien conocidos de la protuberancia, bulbo y acaso médula espinal. La gran finura de estas ramas reconocible ya en los preparados de Weigert-Pal, permite distinguirlas bastante bien de los demás conductores sagitales de la calota (fig. 635, I).

La citada bifurcación ha sido observada recientemente por nosotros en el perro y gato (1), en donde se presenta como en el ratón y conejo; la rama posterior suele ser también más delgada que la otra. Algunas pocas fibras nos han parecido carecer de división ingresando enteramente en el cordón de Vicq d'Azyr que es una vía muy robusta.

Notemos, antes de terminar con la vía eferente, una notable coincidencia entre los focos acústicos, visuales y el mamilar. Como en aquellos sistemas sensoriales, la vía eferente mamilar es mixta, constando de ramas *ascendentes*, constitutivas de la vía central, y *descendentes ó reflejas* destinadas á centros inferiores probablemente desprovistos de conductores ascendentes para el tálamo.

La diferencia que separa el foco que nos ocupa del visual y acústico, consiste en que en estos, más evolucionados y diferenciados que el aparato mamilar, al lado de la vía nacida de un tallo común (disposición que entraña cierta inferioridad, según veremos más adelante), se han desarrollado notablemente vías ascendentes ó centrales separadas. Por donde se ve que el cuerpo mamilar no posee la significación de los focos talámicos secundarios de las demás vías sensoriales, sino de los primarios (retina, ganglio ventral acústico, focos de los cordones de Goll y de Burdach); el verdadero centro talámico del aparato mamilar, el que positivamente corresponde á los cuerpos geniculados, focos sensitivos, etc., es el *ganglio dorsal*, de donde, según dijimos más atrás, procede la vía superior ó tálamo-cortical destinada á conducir al cerebro las excitaciones sensoriales aportadas primero por el pedúnculo mamilar y después por el cordón de Vicq d'Azyr.

En la fig. 600, *e*, A, mostramos esquemáticamente la marcha de las corrientes á través del complicado aparato mamilo-talámico cortical.

(1) *S. R. Cajal:* Estudios talámicos, etc., 1903.

Cápsula mamilar.—Consta de fibras propias nacidas del foco mamilar y continuadas verosímilmente con la vía eferente, y fibras de paso de curso sagital arribadas de la región del *tuber cinereum*, y de origen desconocido. De la cápsula proceden algunas colaterales terminadas en el espesor del foco interno, sin que lo intrincado de las fibras de dicha corteza blanca nos consienta establecer el origen de aquéllas (fig. 636, *a*).

TUBER CINEREUM

Delante de las eminencias mamilares, entre ellas y el kiasma óptico, se ve tanto en el hombre como en los animales un abultamiento medio, grisáceo, conoideo, de cuyo vértice parte un pedículo delgado que sostiene el cuerpo pituitario. En el interior de dicho abultamiento ó tubérculo grisáceo, llamado *tuber cinereum*, existe una prolongación del ventrículo medio, revestida del epéndimo.

Los cortes transversales del *tuber cinereum* coloreados por Nissl, revelan en los mamíferos una gran cantidad de corpúsculos menudos, apiñados, poligonales, escasos de protoplasma y casi desprovistos de grumos cromáticos. Estos elementos, cuya forma no puede apreciarse sino en los cortes de Golgi, engendran un gran conglomerado inferior, situado á los lados del epéndimo y cerca de la superficie libre. Esta pléyade, que es la principal del ganglio, llamarémosla *núcleo anterior ó principal*. Encima de éste, del cual está mal separado en los preparados de Nissl, pero mejor en los del cromato argéntico, yace un conglomerado celular menos importante, que designamos *núcleo superior*. En fin, entre el ganglio anterior ó principal y la frontera frontal del foco frontal mamilar, reside un foco aplanado de delante atrás, y prolongado en sentido dorso-ventral (fig. 637, B), que nombramos *núcleo posterior*.

Todos estos focos son pobrísimos en tubos medulados, hasta el punto que, por esta ausencia de fibras nerviosas de doble contorno, se reconoce fácilmente el *tuber* en las secciones frontales ó sagitales del tálamo (método de Weigert). No obstante, por debajo y encima del núcleo principal circulan constantemente fibras meduladas que parecen pasar á los focos limítrofes. De ellas trataremos más adelante.

Ganglio principal ó anterior.—Homólogo probablemente del *posterolateral* de Lenhossek y del *núcleo del tuber* de Ganser, constituye en los roedores casi todo el espesor del *tuber cinereum*. Posee una sección frontal casi redondeada, según aparece en la fig. 638, A, y sus contornos, correctamente trazados, hállanse guarnecidos de un estrato ó cápsula de tubos nerviosos, en parte medulados. Sepárale de su compañero la cavidad ventricular que desciende hasta muy cerca de la superficie cerebral (figura 638). En los cortes sagitales afecta forma ovoidea, con una extremi-

dad posterior más delgada que la anterior, una cara superior recubierta por el foco superior, y una cara inferior superficial (fig. 637, A).

Los preparados de Nissl no revelan otra cosa en este ganglio que un conglomerado de pequeñas células ovoideas ó fusiformes (12 á 15 μ), provistas de protoplasma escaso y pobre en cromatina. La hematoxilina de Weigert apenas muestra en el espesor del foco tal cual finísima fibra medulada; sólo en las partes más laterales del mismo, al nivel de la cápsula superficial, se descubren hacecillos de fibras nerviosas finas. La región inferior ó superficial, así como la interna ó ventricular, hállanse totalmente desprovistas de fibras medulares (conejo, cavia).

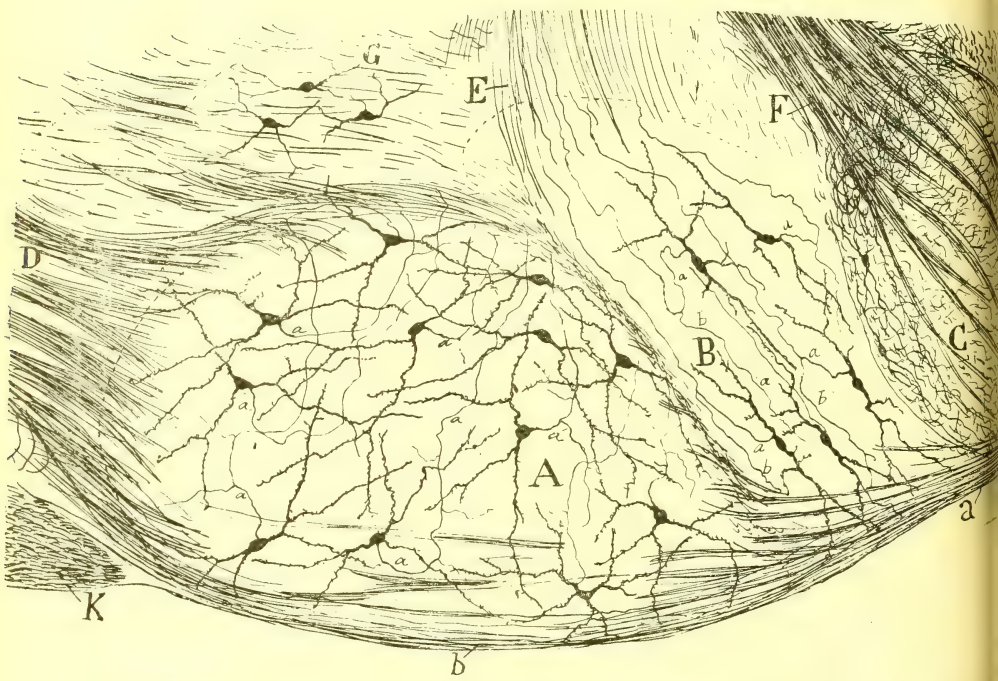


Fig. 637.—Corte sagital del *tuber cinereum* del ratón de ocho días.—A, foco anterior ó principal del *tuber;* B, foco posterior ó accesorio; C, foco mamilar interno; D, vía nerviosa llegada del septo lucido; F, vía eferente del aparato mamilar; G, foco superior del *tuber;* K, kiasma; E, fibras que parecen ir á la substancia gris central.

El método de Golgi es más explícito, presentándonos una infinidad de células de mediano grosor, más voluminosas que las del cuerpo mamilar, de forma en huso, triangular ó estrellada, y provistas de largas y ramificadas dendritas, que marchan en todas direcciones. Algunas de ellas son tan largas que pueden cruzar casi todo el ganglio. El axon, que es fino, marcha en variedad de direcciones, ya hacia abajo, ya hacia adelante, pero más á menudo hacia arriba, haciendo en su camino revueltas que hacen difícil su total persecución; no obstante, hemos logrado en mu-

chos casos sorprender su ingreso en los haces sagitales que cubren la cara superior, interna y externa del foco, donde toma dirección fronto-caudal. En su trayecto intraganglionar emite este axon constantemente colaterales ramificadas dentro del foco: en algunos axones hemos contado hasta tres ramillas (fig. 638, A). La reunión de estos axones, entremezclados de fibras de otros orígenes, engendra en los límites del núcleo, pero sobre todo por encima y por fuera, una robusta vía antero-porterior sin límites precisos, y extendida en forma de cápsula.

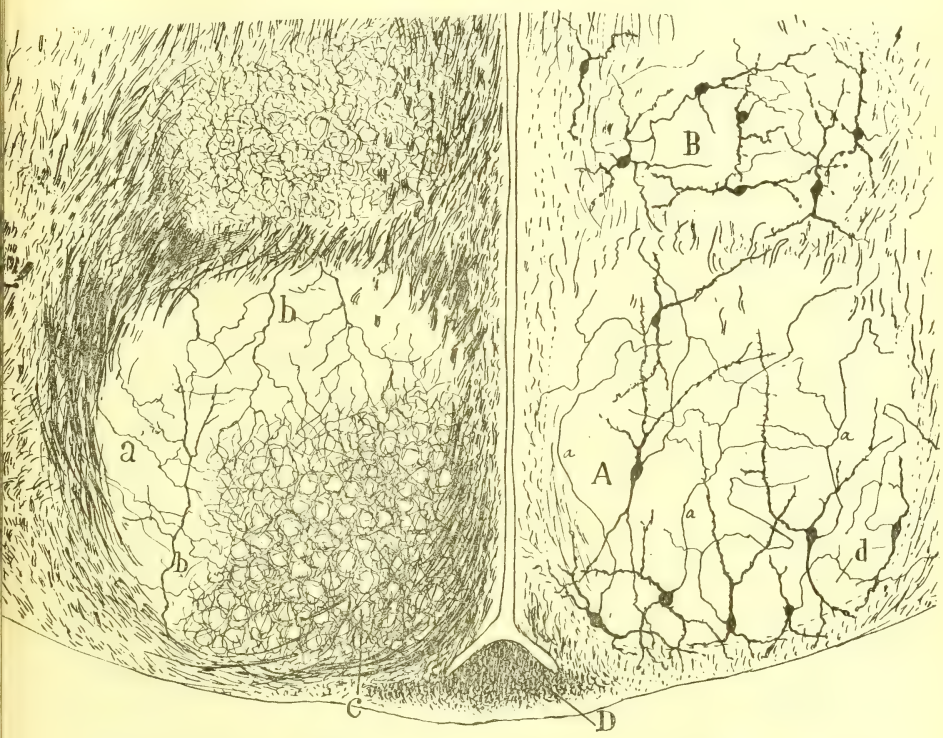


Fig. 638.—Corte frontal del *tuber cinereum* del ratón de pocos días.—A, foco principal; B, foco superior; C, columnas del fornix; D, haz del *tuber cinereum*; *a*, colaterales nacidas de la cápsula; *b*, fibras terminales; *c*, plexo nervioso intrafocal.

Cápsula fibrilar del foco principal. — Llamamos *cápsula fibrilar del tuber*, al conjunto de tubos marginales y más ó menos sagitales que se condensan en lámina en torno del ganglio, engendrando una corriente antero-posterior de gran complicación. La inmensa mayoría de estas fibras carece de mielina y, por tanto, sólo son perceptibles en los preparados de Golgi; las meduladas, que son las más gruesas, yacen, sobre todo, lateralmente, en la proximidad de las columnas del *fornix*, extendiéndose un poco por la cara inferior y superior del foco principal.

Como se aprecia en la fig. 638, dicha cápsula aparece bien dibujada

en los cortes transversales del encéfalo de ratón ó de conejo, exhibiendo parajes donde las fibras se condensan de un modo especial. En ella se pueden distinguir varias regiones : la *interna* plexiforme, relativamente sobria en fibras nerviosas, emplazada junto al ventrículo; la *inferior*, más espesa, sobre todo junto al rafe, donde aparece la sección del cordón triangular dirigido al cuerpo pituitario; la *superior*, que se continúa sin límites precisos con la *externa*, que es la más robusta y la que posee los tubos más espesos y la mayoría de los medulados.

De las fibras capsulares se desprenden colaterales ramificadas en el espesor del ganglio, particularmente visibles en la porción capsular externa. Los cortes sagitales revelan también fibras terminales desprendidas, por lo general, de las corrientes llegadas á la cápsula por el lado frontal del foco. Asimismo, en los cortes frontales hemos sorprendido tubos terminales destacados del plano capsular superior. Todas estas fibras, colaterales y terminales, engendran entre las células del foco principal un plexo nervioso delicado y de gran riqueza, el cual en algunos parajes se condensa en verdaderos nidos pericelulares. Una parte de este plexo ha sido representado en la fig. 638, *c*, donde puede apreciarse la gran complicación fibrilar que alcanza en el ratón y conejo de ocho días.

¿Cuál es la procedencia de las fibras capsulares?

Imposible contestar satisfactoriamente á esta pregunta, dada la gran complejidad estructural de la cápsula y la dificultad de seguir sus fibras hasta sus orígenes. De todos modos, es indudable que en esta cápsula fibrilar circulan tres clases de conductores : 1.ª, axones nacidos en el ganglio principal del *tuber*, y cuyo itinerario ulterior no hemos podido determinar; 2.ª, fibras de paso llegadas de focos más altos, las cuales se condensan de preferencia en el plano inferior del foco para continuar su curso á través del núcleo posterior é ingresar en la cápsula del cuerpo mamilar; 3.ª, y fibras llegadas igualmente de centros más anteriores y terminadas en el foco que nos ocupa.

En el ratón, rata y conejo de algunos días, la riqueza fibrilar de la cápsula hace imposible todo análisis fructuoso de sus elementos ; pero en el ratón recién nacido cabe diferenciar fácilmente una categoría especial de fibras de paso que reproducimos en la fig. 639, E. Bajan estas fibras por encima del kiasma, entremezclándose en parte con las células del foco suprakiasmático, donde muchas de ellas se presentan cortadas de través, y llegadas que son al foco posterior del *tuber*, se dividen en dos ramas : una posterior sagital (*a*), que gana la cápsula del ganglio mamilar para continuar su curso hacia la calota ; otra, anterior ó ascendente (*b*), que se ramifica en el espesor del foco caudal del *tuber cinereum*. Algunas de estas ramas ascendentes parecen todavía continuar su curso saliendo del foco (fig. 639, B) y asaltando la calota. Hay también fibras de paso que cruzan el foco principal por planos algo más elevados, y

que se continúan sin ramificarse al parecer con la cápsula del cuerpo mamilar.

El origen de las fibras exógenas ramificadas en el foco, así como de las fibras de paso mencionadas, constituye un problema muy difícil, que hasta hoy no hemos podido esclarecer. Estorban el empeño, según dejamos dicho, la cantidad enorme de fibras capsulares, su dispersión en grandes masas y la falta de limitación precisa de los sistemas que reconocen distinta procedencia. Lo único que podemos afirmar es que una buena parte de las fibras de la corriente aferente proviene del tabique transparente, hasta el cual las hemos perseguido algunas veces, perdiéndose por delante de la comisura anterior. Este gran sistema de fibras finas, después de abordar el cabo anterior del foco principal del *tuber*, se divide en una corriente inferior que rodea el citado cabo y pasa en

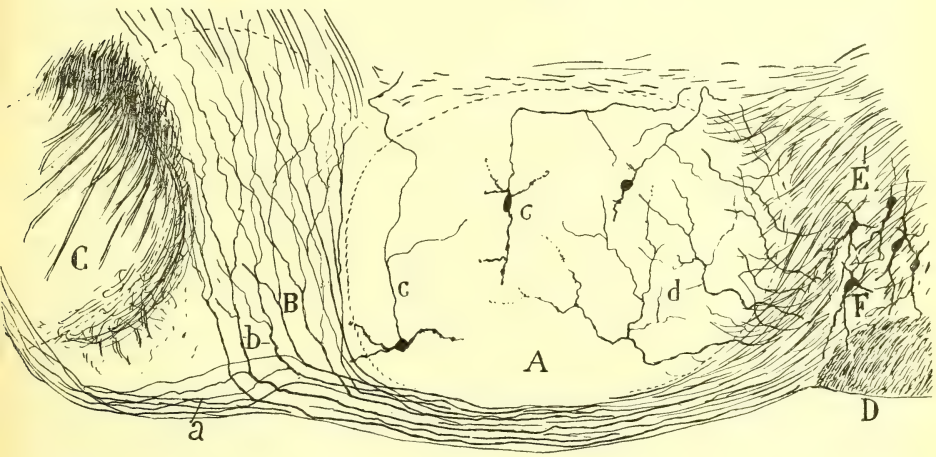


Fig. 639.—Corte sagital del *tuber cinereum* de un ratón recién nacido.—A, foco anterior ó principal; B, núcleo posterior; C, núcleo mamilar interno; D, kiasma; E, vía aferente; F, núcleo supra-óptico; *a*, *b*, ramas de bifurcación de fibras capsulares; *d*, fibras terminales.

parte al plano capsular inferior, y una corriente superior que costea la cara alta del foco (fig. 337, D), interponiéndose entre éste y el superior.

Consideramos probable también la llegada al *tuber* de otro sistema de fibras, el representado por la *thenia semicircularis* ó lámina córnea. Esta gran corriente, que según hemos demostrado en otro trabajo proviene de la región inferior ú olfativa del lóbulo esfenoidal, penetra después de una gran revuelta en un foco especial prolongado (foco de la *thenia*) emplazado en la parte lateral del cabo anterior del tálamo, no lejos de la comisura anterior. Después de suministrar colaterales á este ganglio, muchas de sus fibras parecen ganar el territorio del foco superior del *tuber*, donde ignoramos si se terminan (fig. 599, H).

Foco posterior ó accesorio del tuber cinereum. — Situado, según dejamos expuesto, entre el cuerpo mamilar y el foco principal del *tuber*, es

de forma prolongada en sentido vertical oblícuo, y ofrece una sección sagital cuadrangular (fig. 637, B).

Sus células son fusiformes, prolongadas en el mismo sentido del foco y provistas de dendritas polares, ascendentes las unas, descendentes las otras. Como se advierte en la fig. 637, B, *a*, el axon, bastante fino, marcha constantemente hacia arriba y se continúa con una fibra nerviosa arciforme, que después de rodear la región vecina de lo alto del cuerpo mamilar, dirígese hacia atrás, ingresando quizás en la gran corriente sagital de tubos nerviosos que rodea el acueducto de Silvio. En su trayecto intraganglionar, el axon suele emitir colaterales, una de las cuales afecta á menudo curso recurrente (*b*). En muchas células del cerebro del ratón sólo aparece esta colateral retrógrada, que se remonta al plano superficial del ganglio, donde se arboriza probablemente.

El foco posterior recibe colaterales de las fibras de paso superficiales ó inferiores del núcleo principal, según dejamos dicho (fig. 639, B). Por su porción inferior cruzan también otros fascículos de paso sagitales, queasaltan la cápsula del tubérculo mamilar y no parecen tener relación especial con el núcleo accesorio del *tuber* (fig. 639, *a*).

Ignoramos si estas fibras provienen del tabique transparente ; de todos modos, el foco accesorio ó posterior del *tuber* hállase también por su cabo superior envuelto en la continuación posterior de la cápsula del foco principal, y pudiera participar de algunas de las conexiones de éste.

Foco superior. — A guisa de lóbulo dorsal del núcleo principal, se presenta en los cortes frontales del *tuber cinereum* (método de Golgi), una masa gris ovoidea situada encima de aquel foco y separada de la línea media por un plano fibrilar especialmente robusto (fig. 638, B). En los preparados de Nissl la separación entre ambos focos es menos precisa, aunque está indicada como se aprecia en la fig. 604, *o*.

Consta de células fusiformes ó esferoidades, provistas de dendritas varicosas y de curso enredado. El axon fino y flexuoso va hacia los contornos ganglónicos. Entre las neuronas de este acúmulo gris yace un plexo muy tupido de ramificaciones nerviosas que hemos representado en la figura 638. En fin, posee dicho foco una cápsula fibrilar no bien distinguida del resto de la región hipotalámica ; cápsula que por debajo toca al foco principal disponiéndose en lámina horizontal plexiforme. Generalmente, en el punto de concurrencia de las cápsulas externas de ambos focos, el principal y el superior, yacen las columnas del *fornix* cuya altura varía naturalmente con el plano del corte frontal (fig. 638, C).

Los datos estructurales que acabamos de exponer, tomados de un reciente estudio nuestro sobre el argumento (1), representan el primer ensayo de análisis estructural fino del *tuber cinereum*. Lo poco que los auto-

(1) *S. R. Cajal*: Estudios talámicos, etc. *Trab. del Lab. de Inv. biol.*, 1903.

res dicen sobre este ganglio subtalámico, se refiere casi exclusivamente al hombre y se funda en las revelaciones de métodos incompletos. Citemos algunas opiniones :

Según Meynert, en la parte lateral del *tuber cinereum* del hombre, existen dos focos ópticos basales, que comienzan por delante, encima del *tractus*, y se prolongan hacia atrás hasta un centímetro de la frontera caudal del centro que estudiamos. En su interior albergarían células nerviosas fusiformes.

Dichos focos, llamados impropiamente *ópticos*, en virtud de un prejuicio fisiológico no confirmado, hállanse también, según Ganser (1), en el topo, donde se presentan prolongados en sentido sagital y extendidos á todo lo largo del *tuber*. Su posición no sería externa, sino central, formando propiamente la eminencia de este centro.

A esclarecer el número y la posición de los focos del *tuber cinereum* en el hombre, ha consagrado un buen trabajo Lenhossek (2). Ordenados, según una línea antero-posterior, existen, en sentir de este sabio, tres núcleos grises separados por septos de substancia blanca. El más anterior ó *supra-óptico*, de pequeño volumen, yace sobre el borde anterior del *tractus*, bastante apartado de la línea media; los otros dos, es decir, el *núcleo anterior* y el *postero-lateral* residen detrás del kiasma, en pleno *tuber cinereum*, apareciendo envueltos en cápsulas fibrosas. En su interior habitarían células fusiformes y un plexo finísimo de fibras, la mayoría no meduladas. Además de dichos acúmulos grises, reconoce Lenhossek en las capas superficiales del *tuber* un haz longitudinal de substancia blanca, ya visto por Gudden. Este cordón marcharía por los lados del *tuber*, extendiéndose desde la porción posterior del tubérculo mamilar hasta debajo del *tractus*, donde se juntaría con radiaciones emanadas del fornix. Todavía reconoce Lenhossek otro fascículo, nacido igualmente del tubérculo mamilar y prolongado hasta la substancia gris de la lámina perforada anterior.

Los tres focos de Lenhossek han sido confirmados por Kölliker (3), que llama al núcleo supra-óptico de aquel neurólogo *foco óptico basal*, acúmulo gris emplazado por encima y fuera del *tractus*, inmediatamente por dentro del pié peduncular. Designa, además, á otro de los focos de Lenhossek, al principal del *tuber*, *nucleus tuberis*, afirmando que yace en plano más interno que el supra-óptico, y posee neuronas de menor tamaño. Cuanto á las conexiones, repútalas inciertas. Inclínase, no obstante, á admitir una relación mediante el *fascículo longitudinal*, de una parte, entre el foco supra-óptico ú optico-basal y el cuerpo mamilar, y de otra, entre aquel foco y ciertos haces dorso-ventrales de la *stria thalami*. En fin, entre ambos núcleos del *tuber* existiría una débil comisura.

Estos datos se refieren todos al hombre; en los animales no ha logrado Kölliker reconocer con certeza los focos del *tuber cinereum*. Con todo, en una de las figuras de su obra de conjunto (4), la fig. 631, que copia un corte frontal del cerebro del conejo, aparece en el entrecerebro, á los lados del ventrículo, es decir, junto á la línea media, un grueso foco ovoi-

(1) *Ganser :* Vergleichenden — anat. Studien ueber das Gehirn des Maulwurfs *Morphol. Jahrbuch.* Bd. VII, 1881.
(2) *Lenhossek :* Anat. Anzeiger, 1887.
(3) *Kölliker :* Gewebelehre. Bd. II.
(4) *Loc. cit.*, p. 499.

deo que califica de *ganglio óptico basal*, y que no parece corresponder al descrito con este mismo nombre en el texto, sino más bien al *nucleus tuberis* (*¿foco postero lateral* de Lenhossek?). Estas vacilaciones, achacables á la obscuridad del tema y á lo difícil que resulta á veces reconocer en los animales focos nerviosos primeramente diferenciados en el hombre, dejan indecisa la cuestión de saber cuáles son en el *tuber cinereum* de los roedores y carniceros los núcleos homólogos de los humanos.

Para Déjerine (1), la substancia gris del *tuber cinereum* representa la continuación de la substancia gris central del cerebro medio, de la comisura media, del entrecerebro y substancia perforada posterior. En su espesor alberga el *foco supra-óptico* de Lenhossek ó *ganglio óptico basal* de Meynert y Kölliker, que se prolonga hacia atrás y fusiona con los *núcleos postero laterales* del *tuber cinereum* de Lenhossek (eminencias laterales hiperencefálicas de Retzius). Estos últimos ganglios vendrían á ser algo así como tubérculos mamilares accesorios. Al tratar de las conexiones, menciona una vía profundamente situada, la cual, partiendo de la línea media, donde formaría una comisura transversal situada no lejos de la cinta óptica y comisura de Meynert, marcharía sagitalmente por dentro del haz de Vicq d'Azyr hasta perderse en el acueducto de Silvio. Esta vía, que no es otra cosa que *el haz del tuber cinereum* de Gudden, provendría, según Darkschewitsch y Pribykow, de la parte basal del núcleo lenticular; se cruzaría después en la línea media cerca del epéndimo y, finalmente, corriendo subventricular, desaparecería en la substancia gris central comprendida entre el pilar anterior del trígono y el cordón de Vicq d'Azyr. Mas este origen lenticular es rechazado por Déjerine, que no ha visto nunca degenerar dicho cordón consecutivamente á las lesiones del núcleo lenticular.

Como se ve, distamos mucho de conocer las relaciones de los focos del *tuber cinereum*, que sólo ulteriores investigaciones conseguirán establecer. Una cosa parece, sin embargo, indudable : que dicho centro carece de conexiones con el kiasma óptico, debiendo, por tanto, ser desechados por completo para designar los núcleos secundarios, los nombres que sugieren la idea de una significación visual, etc., nombres usados por Meynert, Lenhossek y Kölliker. Y aunque la significación fisiológica del *tuber* está todavía envuelta en nieblas, creemos probable, como deducción de los datos estructurales consignados, que dicho centro representa, á semejanza del cuerpo de Luys, *locus niger*, etc., una estación motriz ó refleja intermediaria, intercalada en las vías de proyección del tabique transparente y otros sistemas corticales todavía indeterminados.

Ganglio peri-kiasmático ó tangencial.—Por encima y detrás del kiasma óptico, y formando una lámina tangencial gris que reviste la superficie del *tuber cinereum*, muéstrase en el conejo, cavia y ratón un ganglio medio, delgado, compuesto de corpúsculos voluminosos, ricos en granos cromáticos. El método de Nissl pone de manifiesto en este foco un lóbulo ó prolongación anterior delgado (fig. 640, *a*), que guarnece el kiasma por el lado frontal; una lámina superior más fina todavía (fig. 640, *b*),

(1) *Dejerine :* Anatomie des centres nerveux. Vol. II.

un lóbulo posterior ó principal (fig. 640, C) triangular y algunas de cuyas células se intercalan á los haces superficiales de la comisura de Gudden. Estas células intersticiales, aparecen notablemente desarrolladas en el cavia. En los preparados de Golgi vénse salir de este foco fibras gruesas que, después de emitir una ó dos colaterales robustas para el mismo, se dirigen hacia adentro y arriba, constituyendo verosímilmente la comisura de Meynert.

Este foco singular, de conexiones todavía enigmáticas ¿corresponde al *foco supra-óptico* de Lenhossek y á las tres pléyades *supra ópticas*, *anterior*, *dorsal y posterior* descritas por Kölliker, en torno y encima del *tractus* del hombre? Acaso; pero hagamos notar que existen grandes diferencias de forma, posición y extensión entre los referidos focos humanos y el *tangencial* de los roedores.

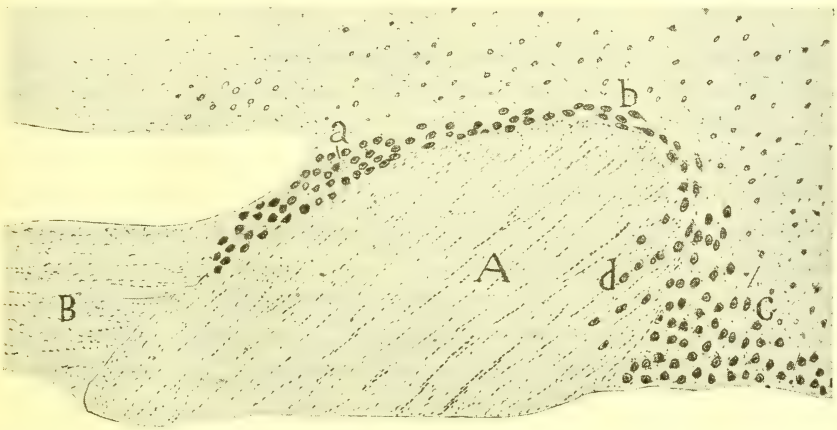


Fig. 640. — Corte sagital de la región kiasmática del conejo (método de Nissl. — A, Corte transversal del centro kiasmático; B, nervio óptico; *a*, *b*, *c*, porciones anterior, superior y posterior del foco perikiasmático.

A pesar de la proximidad de esta masa gangliónica al kiasma, solo hemos visto salir de éste alguna fibra distribuída entre sus células; estas dudosas colaterales provendrían de la comisura de Gudden.

CAPÍTULO XXXV

Conarium ó glándula pineal. — Cuerpo pituitario. — Comisuras y principales vías sagitales del entrecerebro. — Síntesis anatomofisiológica del tálamo óptico.

De las caras superior é inferior del tálamo parten, á manera de apéndices, dos cuerpos impares, piriformes, de naturaleza esencialmente glandular, á saber : la *epífisis*, *conarium* ó *glándula pineal*, situada en lo alto del rafe, delante del tubérculo cuadrigémino anterior y encima de la comisura interhabenular; y la *hipófisis* ó *cuerpo pituitario*, órgano ovoideo y voluminoso en el hombre, y emplazado en la silla turca del esfenoides, relativamente pequeño en los carniceros y en los roedores, en los cuales desciende hacia atrás, situándose entre el cabo posterior del *tuber cinereum* y la protuberancia anular. Las nociones anatómicas acerca de estos dos órganos son todavía incompletas, así como obscuro y enigmático el papel funcional que desempeñan.

Glándula pineal. — Este cuerpo glandular afecta figura conoidea de base inferior, y está envuelto y como sostenido verticalmente por un repliegue de la *pía-mater*. Libre en toda su extensión, se adhiere por su base al centro de la comisura interhabenular. En los pequeños mamíferos (rata, conejo, etc.), la glándula pineal ocupa un buen espacio en la hendidura inter-emiesférica, entre los lóbulos occipitales del cerebro; pero en el hombre, donde en proporción alcanza volumen menor, no rebasa superiormente el plano del cuerpo calloso.

Parénquima.—La fina estructura de la glándula pineal, es insuficientemente conocida, á pesar de los muchos trabajos que en estos últimos años se han efectuado. Posee una cubierta fibro-vascular íntimamente ligada á la *pía*, de la cual parten tabiques conectivos que, según demostró Henle, segmentan la glándula en compartimentos más ó menos redondeados y de capacidad desigual. Los corpúsculos que llenan estos divertículos son poliédricos, pálidos y con todo el aspecto de los elementos glandulares.

Algunos autores, por ejemplo, Henle (1) y Hagemann (2), han señalado también la existencia de elementos bipolares ó multipolares anastomosados entre sí, y continuados al parecer con tubos nerviosos medu

(1) *Henle* : Handbuch der Nervenlehre des Menschen. 2. Aufl. Braunschweig, 1879, pág. 323.

(2) *Hagemann* : *Arch. f. Anat.*, 1872, pág. 429.

lados. Estos corpúsculos enigmáticos, yacentes entre los acinis, han sido impregnados por nosotros en el *conarium* del conejo.

Según mostramos en la fig. 641, *c*, poseen un cuerpo pequeño, esfenoidal ó algo esquinado, y dos á cuatro prolongaciones de longitud variable, ora indivisas, ora bifurcadas, las cuales se terminan, por lo común, mediante un grumo ó masa protoplásmica redondeada. Todas estas expansiones son cortas, semejando algo á las protoplásmicas de las células nerviosas. Cilindro-ejes no hemos podido hallar. Ignoramos cuál sea la naturaleza de estas células que acaso sean homólogas de los corpúsculos nerviosos intersticiales de las glándulas.



Fig. 641.—*Corte transversal de la glándula pineal del conejo de ocho días.*—*a*, haces de fibras nerviosas simpáticas; *b*, arborizaciones terminales de éstas; *c*, células estrelladas especiales.

Según Bizzozero (1), en los ancianos los tabiques fibrosos alojarían elementos pigmentarios gruesos, rellenos de granulaciones amarillentas. El parénquima de la epífisis humana contiene además ciertas concreciones calcáreas finas, parecidas á arenillas (*acervulus cerebri*). En fin, Dimitrova (2) menciona recientemente la existencia de células neuróglicas, jamás aparecida en nuestros preparados.

(1) *Bizzozero*: *Medicinische Centralblatt.*, 1871, n.° 46.

(2) *Dimitrova*: Recherches sur la structure de la glande pineale chez quelques mammiferes, *Nevraxe*, vol. 3, 1901.

Terminaciones nerviosas en la epífisis. — La presencia de fibras nerviosas en la glándula pineal ha sido afirmada por diversos autores, pero acerca de su origen, cuantía y modo de terminar, varían los pareceres. Así, Kölliker, que fué quien primero (1850) habló de dichas fibras, las reputa escasísimas y provenientes, en parte (gato y conejo), de la comisura interhabenular. En cambio, Hagemann (1) sostuvo la gran abundancia del plexo nervioso, cayendo con Kölliker en el error de suponerlo nacido de la comisura. Más tarde Cionini (2) reconoció á su vez dichas fibras subscribiendo al parecer de Henle, ó sea su naturaleza simpática.

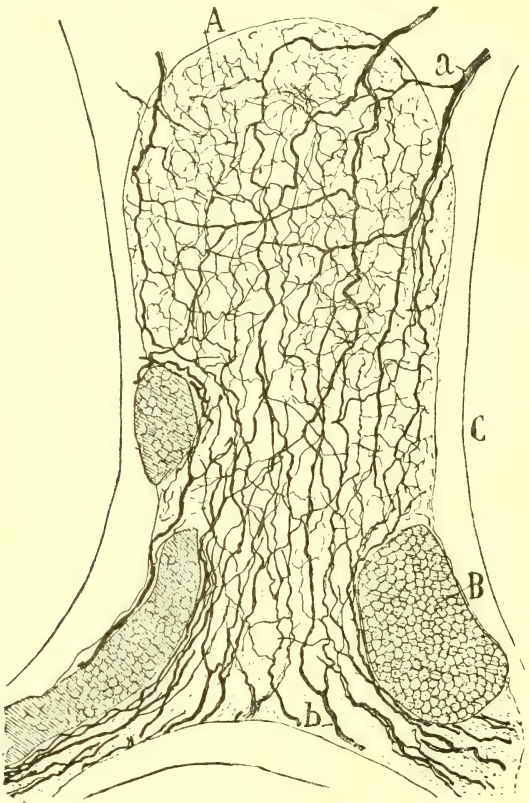


Fig. 642. — Corte frontal del conarium del ratón. (Método de Golgi). — A, plexo intersticial ; *a*, fibras simpáticas que llegan por lo alto ; *b*, fibras arribadas con las arterias inferiores ; B, corte de un vaso venoso ; C, corteza cerebral interhemisférica.

Nuestras observaciones absolutamente terminantes sobre este particular, dan plena razón á Henle, quien hace muchos años tuvo el mérito de reconocer, á pesar de la imperfección de los métodos, que las fibras nerviosas destinadas al *conarium* no provienen de la comisura interhabenular, sino que representan la continuación de los filetes simpáticos perivasculares de la tela coroidea. Sólo en una cosa erró Henle, en suponer exíguo un plexo nervioso, quizá el más rico y potente de todo el sistema glandular.

Según demostramos nosotros (3), hace tiempo y aparece en la figura 642, A, dichas fibras nerviosas son sumamente robustas, numerosísimas y provienen de los vasos de la tela coroidea, representando por tan

(1) *Hagemann*: Ueber den Bau des Conariums. *Arch. f. Anat. u. Physiol*, 1872.
(2) *Cionini* : Sulla structura della ghiandola pineale. *Riv. sperim.*, vol. 12.
(3) *S. R. Cajal:* Apuntes para el estudio del bulbo, etc. *An. de la Soc. españ. de Histor. nat.*, febrero 1895.

to, expansiones del ganglio cervical superior del gran simpático. Entran en el ganglio por todo su contorno, y especialmente por la base, é invaden el parénquima, ramificándose prolijamente ; las ramas gruesas corren flexuosas y de preferencia en sentido axial, y, finalmente, las últimas ramillas engendran, en torno de los pequeños conglomerados de células glandulares, un plexo tupidísimo y delicado que recuerda por completo el del páncreas y glándulas salivales. También recientemente Dimitrova (1) ha comprobado la presencia de estos plexos nerviosos desprendidos de los vasos. En la fig. 641, *b*, presentamos detalles de las arborizaciones terminadas del *conarium* del conejo.

Opinión muy conocida, es que la glándula pineal de los vertebrados inferiores y, particularmente, de los reptiles, representa, según parecía resultar de las investigaciones de Graaf y B. Spencer, un órgano visual (*el ojo parietal*) impar, que en las aves y mamíferos habría caído en atrofia y degeneración. Esta hipótesis, muy en boga hace algunos años, tiende á desecharse hoy gracias á los estudios de Beraneck (2) y de otros. Es para nosotros indudable que el *conarium* de los mamíferos no tiene nada de común con el de los reptiles ; carece de todo parecido anatómico con un ojo, no recibe fibra alguna ni del nervio óptico ni del cerebro, y lejos de ser un órgano filogénico destinado á desaparecer, alcanza en el hombre mayor importancia que en los pequeños mamíferos y aves. El pujante desarrollo de su plexo nervioso simpático, nos dice muy claramente que la epífisis representa pura y simplemente una *glándula vascular sanguínea*.

Hipófisis ó cuerpo pituitario.— El *cuerpo pituitario* de los mamíferos es un órgano complejo que consta principalmente de dos lóbulos acoplados : uno inferior, el *lóbulo glandular*, constituído por una glándula vascular sanguínea; y el *lóbulo nervioso* ó superior, continuado mediante un pedículo con el *tuber cinereum*.

Estructura del lóbulo superior ó nervioso.—En su espesor, los preparados de Nissl ó de la hematoxilina, revelan una infinidad de corpúsculos esferoidales ó poliédricos, de talla pequeña y de protoplasma escaso y pálido. Entre ellos yace una materia granulosa plexiforme poco cuantiosa.

Coloreados por el cromato argéntico (rata y ratón), afectan talla exígua, figura esfenoidal, y exhiben tres ó más expansiones finas y cortas terminadas por cabos verrugosos y como desgarrados. Axon no parece existir (fig. 643). Ignoramos si tales elementos forman enteramente el parénquima del lóbulo nervioso ó si yacen sólo en ciertos parajes.

Células nerviosas más ó menos semejantes á las precedentes, citan

(1) *Loc. cit.*
(2) *Beraneck* : *Anat. Anzeiger*, 1892 y 1893.

también Berkley (1), Retzius (2) y Caselli (3). Sin embargo, es difícil decir si los corpúsculos dibujados por Berkley y por Retzius corresponden enteramente á los reproducidos en la fig. 643, ó si representan más bien, como opina Retzius, alguna especie de corpúsculos neuróglicos. Añadamos aún la existencia positiva de fibras y de células legítimas de neuroglia, patentes, sobre todo, en la hipófisis del hombre y mamíferos grandes (Retzius y Berkley), así como la ramificación entre los ci-

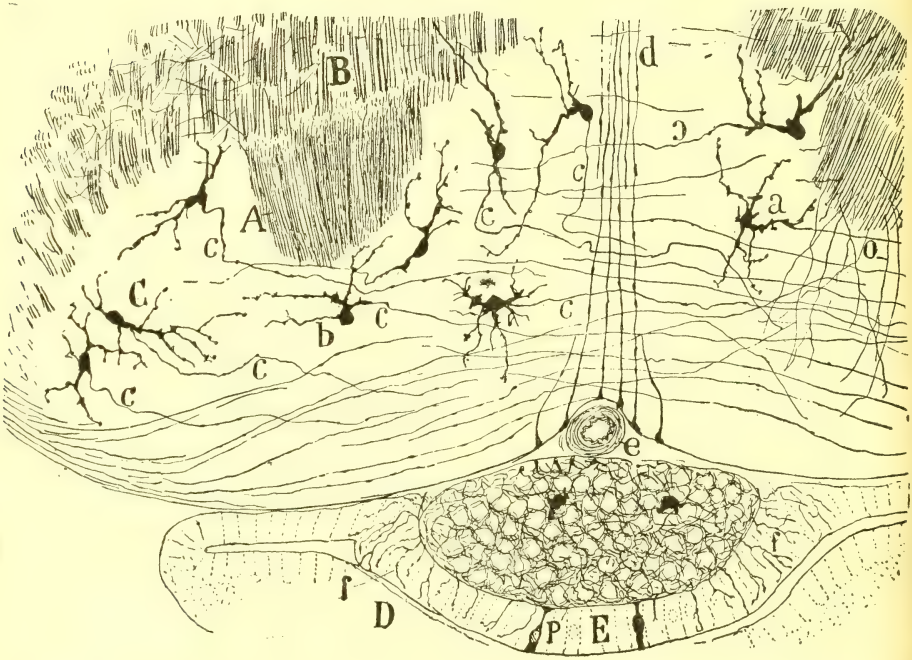


Fig. 643. — *Corte frontal de la protuberancia y cuerpo pituitario del ratón de dos días. Debajo de la protuberancia se ve el lóbulo nervioso de la hipófisis con un plexo nervioso tupidísimo.* — E, pared antero-inferior del lóbulo epitelial de la hipófisis; D, pared glandular; *f*, fibras nerviosas intra-epiteliales; P, células epiteliales.

tados corpúsculos pseudo-nerviosos, de prolongaciones de células del epéndimo, ya indicadas hace tiempo por Lothringer (4), y bien reproducidas por el neurólogo de Stokolmo.

Terminaciones nerviosas en el lóbulo nervioso. — Mencionadas por

(1) *Berkley* : *Brain*, 1894.

(2) *Retzius* : Die Neuroglia des Gehirns bein Menschen und bei Säugethieren III. —Die Neuroglia der Neuro-Hypophyse der Säugethiere. *Biol. Untersuchungen*. N. F. Bd. VI, 1894.

(3) *A. Caselli* : Studi anatomici e sperimentali sulla fisio-patologia della Glandula pituitaria, 1900.

(4) *Lothringer* : Unterschungen an der Hypophyse einiger Säugethiere und des Menschen. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 28, 1886.

W. Krause (1), que las supuso continuadas con el pedículo ó infundíbulo, fueron negadas después por Schwalbe, Henle y otros, que se pronunciaron contra la naturaleza nerviosa del lóbulo superior. El mismo Kölliker, que ha podido trabajar con métodos más demostrativos, las rechaza, afirmando que las fibras que marchan paralelamente por el infundíbulo hasta el cuerpo pituitario, son probablemente filamentos de neuroglia. Nuestras investigaciones de 1894 (2) son respecto de este particular absolutamente decisivas. No sólo existe en el lóbulo superior un plexo nervioso, sino que es éste uno de los más ricos, delicados y densos que pueden verse en la substancia gris. Conforme se advierte en las figuras 643 y 644, A, tomadas del ratón de pocos días, dichas fibras nerviosas son finas, varicosas, se ramifican prolijamente y engendran entre las células del órgano nidos nerviosos sumamente finos. Llena este plexo toda la hipófisis, dejando solamente ciertos claros ó huecos habitados por las células.

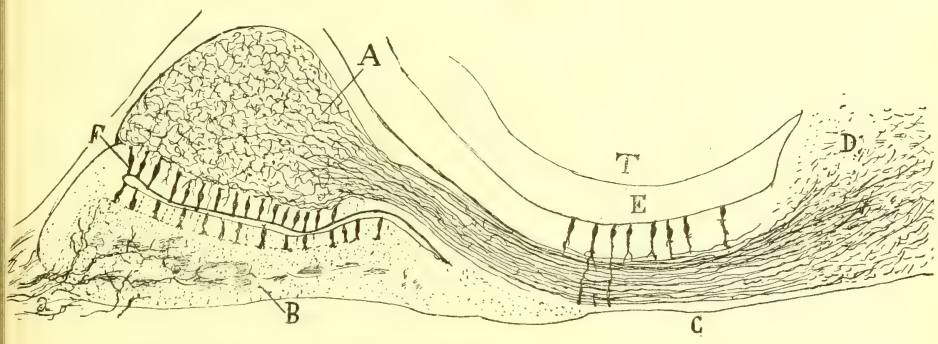


Fig. 644. — Corte sagital del cuerpo pituitario del ratón de pocos días. — A, lóbulo nervioso ; B, lóbulo glandular ; F, epitelio intermediario ; C, infundíbulo ; E, cavidad ventricular.

El examen de las secciones longitudinales de la hipófisis permite apreciar que tales fibras terminales son mera ramificación de un manojo de cilindros-ejes que acompañan al pedículo ó infundíbulo, y los cuales, dispersándose en abanico al arribar á una masa gris residente detrás del kiasma óptico, toman origen en numerosas células nerviosas. Muchas fibras se ramifican ya en el espesor del pedículo y acaban cerca de su superficie, mediante cabos varicosos. Del plexo terminal situado en el espesor de la hipófisis, hemos visto salir finas hebras que, introduciéndose en la pared epitelial superior del lóbulo glandular, acaban, mediante ra-

(1) *W. Krause :* Microscopische Anatomie, p. 437.

(2) *S. Ramón y Cajal* : Algunas contribuciones al conocimiento de los ganglios del cerebro. III. *Hipófisis.* 1 de agosto de 1894. *Anal. de la Socied. esp. de Historia natural*, 2.ª serie. Tomo III.

mitos terminales libres y varicosos, entre corpúsculos epiteliales, no lejos de la superficie cavitaria ó glandular de éstos (fig. 643, *f*). Estas fibras intra-epiteliales han sido recientemente confirmadas por Gemelli (1) en el caballo y el gato.

La precedente disposición de las fibras nerviosas, junto con el hecho de residir en dicho epitelio, según hemos hecho notar Retzius y nosotros, numerosas células bipolares de tipo especial, parecen indicar que se trata aquí de algún órgano sensorial de funciones todavía enigmáticas.

Lóbulo glandular. — Es mucho más grande que el nervioso, al cual rodea por abajo y lateralmente. En los cortes frontales adviértese que posee una porción adelgazada central y dos lóbulos laterales que rebasan con mucho los límites del foco compañero. Una cavidad transversal separa dicho lóbulo en dos partes muy desiguales; la superior reducida á un revestimiento epitelial de células prismáticas y fusiformes (fig. 644, F), que tapiza moldeándose la cara superficial del lóbulo nervioso, y la *inferior*, que además de poseer una prolongación del epitelio precedente aparece reforzada inferiormente por un macizo de corpúsculos poliédricos de aspecto glandular separados por septos conectivo-vasculares. Esta es la *glándula vascular sanguínea* del cuerpo pituitario, en la cual parecen terminarse, según han indicado Berkley y Gemelli, fibras simpáticas.

El examen cuidadoso de las células epitélicas ó glandulares, revela, según demostraron hace tiempo Flesch, Lötringer, Pisenti, Viola, etc., dos especies celulares: *corpúsculos cromatófilos*, que atraen la hematoxilina y colores de anilina, y *corpúsculos de protoplasma incoloreable.* Ambas especies, que se enlazan por suaves transiciones, podrían representar, en sentir de Saint Remy (2) y Benda (3), estados funcionales de un mismo tipo celular. Gemelli distingue todavía entre las células cromófilas tres variedades: acidófilas, basiófilas y mixtas ó de transición.

Las relaciones de causa á efecto halladas por Marie y Marinesco entre las alteraciones de la glándula pituitaria y la acromegalia, parecen indicar que este órgano obra de un modo especial sobre la nutrición. Según Casselli, que ha consagrado á la fisiología de este órgano un voluminoso trabajo, su papel funcional, le aproximaría al cuerpo tiroides. Cuando se extirpa, produce aceleración del pulso, lentitud respiratoria, depresión de los movimientos, caquexia progresiva y muerte.

(1) *Gemelli:* Nuove Ricerche sull Anatomia e sull embriologia dell Ipofisis. *Boll. della Societá medico-chirurgica de Pavia*, 1903.

(2) *Saint Remy*: Contribution à l'histologie de la hipophise. *Compt. rend. de la Sociéte de Biol.* 1892.

(3) *Benda:* Beitrage der normalen Bau und pathol. histol. der Hipophisis, *Berl. Klin, Woschensch.* 1900.

COMISURAS TALÁMICAS

Descritas en capítulos anteriores las comisuras talámicas superiores (*comisura blanda, comisura interhabenular*), sólo resta tratar de la *comisura posterior* y de las *hipotalámicas*, llamadas de Meynert y de Forel.

Comisura posterior. — Cuando se examina una sección sagital media del tálamo y cerebro medio coloreada por el método de Weigert (figura 635, S), surge detrás del ventrículo medio, delante del tubérculo cua-

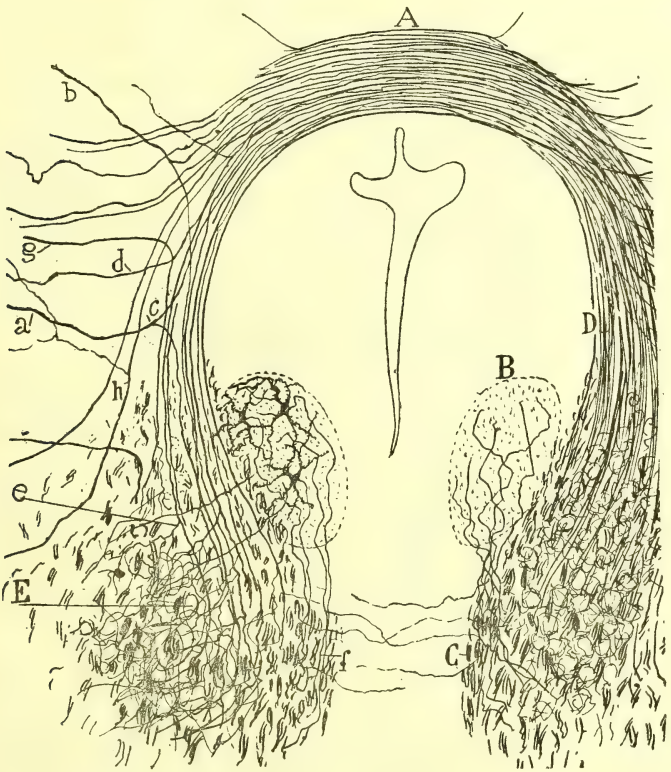


Fig. 645. — Corte frontal de la comisura posterior del gato de ocho días.—A, comisura posterior; B, foco de Darkschewisch; C, resto del fascículo longitudinal posterior; E, foco intersticial; *a*, *b*, *c*, fibras que ingresan en la comisura; *e*, colaterales de éstas para el foco intersticial.

drigémino frontal y como continuando el sistema de fibras de la comisura interhabenular, un importante sistema de robustos conductores horizontales, que se prolongan hacia atrás y abajo tras algunas interrupciones con la capa de las fibras transversales del cerebro medio. En los cortes horizontales obsérvase que la comisura posterior describe un asa de

convexidad anterior, y que sus dos prolongaciones laterales costeando la substancia gris central del mesocéfalo, marchan hacia los lados y hacia atrás, sumergiéndose en el espesor del *nates* y región de la calota.

Pero la marcha y dirección de la comisura, sólo pueden estudiarse bien en los cortes frontales coloreados, ya por la hematoxilina de Weigert, ya por el cromato argéntico. En estos cortes (fig. 645, A), presén-

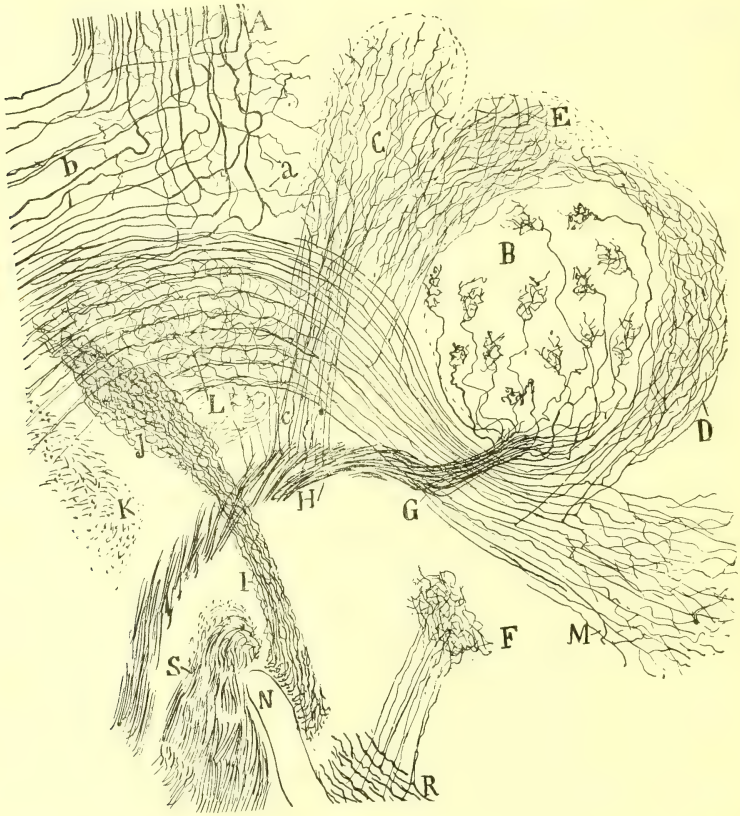


Fig. 646.—Corte sagital lateral del tálamo y parte del mesencéfalo del ratón de ocho días.—A, comisura posterior ; B, foco sensitivo del tálamo ; C, foco talámico posterior ; D y E, núcleos accesorios del foco sensitivo ; F, núcleo especial subtalámico ; G, lemnisco interno ; H, porción de éste de donde brotan colaterales ; I, *tractus peduncularis transversus ;* J, foco de terminación de éste ; L, núcleo rojo ; S, vía piramidal ; *a*, colaterales y ramas ascendentes de la comisura posterior.

tase este sistema como una cinta arqueada transversal que cruza el rafe por encima de la substancia gris del acueducto, y la cual, descendiendo por los lados de ésta, se divide en dos clases de conductores: *comisurales aferentes* que abordan el plano de tubos descendentes y horizontales de dicha formación; y *comisurales eferentes* ó *descendentes*, que constituyen el contingente principal. Este grupo costea lateralmente la substancia

gris central, pasa por fuera del *foco de Darkschewisch* y en una región próxima y exterior al cabo superior del *fascículo longitudinal posterior*, se dobla para hacerse sagital ó fronto-caudal y marchar á través de la calota hacia la protuberancia y bulbo. El paraje de la calota ocupado por esta porción descendente de la comisura, no corresponde á un punto, sino á una área bastante extensa por diseminación de los conductores; área emplazada superiormente en el gato, conejo y ratón, por fuera y encima del citado *cordón longitudinal posterior*, y correspondiente á nuestro *núcleo intersticial* (véase más atrás el fascículo longitudinal posterior).

Detalles del origen y terminación de los tubos de la comisura posterior. — En los cortes frontales del cerebro medio del ratón, gato y conejo, se percibe con claridad que la comisura posterior consta de axones nacidos en la corteza gris del tubérculo cuadrigémino anterior del opuesto lado. Los que vienen de las regiones internas y superiores de éste, marchan á la comisura casi horizontalmente (fig. 646, *b*); en tanto que los nacidos en planos más externos corren primero hacia adentro y después hacia arriba para ganar la línea media (*a*, *d*).

En el punto en que estos axones abordan el macizo de fibras comisurales, ó algo antes, es frecuente ver que se bifurcan, suministrando una *rama ascendente* destinada á la comisura (fibra cruzada), y otra *rama descendente* que va á la mencionada región de la calota y foco accesorio de la comisura posterior (fibra homolateral ó directa) (*c*, *b*). Abundan, sin embargo, también los conductores no bifurcados, es decir, simplemente continuados con una fibra contralateral (*d*). No es raro ver que durante su curso descendente, tanto las fibras cruzadas como las directas, emiten alguna colateral ramificada en los focos grises del *nates* (*h*).

La presencia de las citadas bifurcaciones iniciales ó precomisurales, nos enseña que la porción descendente ó calotal de la comisura posterior encierra, además de tubos cruzados ú originados en el *nates* opuesto (aunque en mucho menor número), fibras directas ú homolaterales.

¿Cómo se comportan las fibras descendentes al llegar al foco intersticial? Los cortes sagitales del encéfalo del ratón ó conejo, que pasan algo por fuera del fascículo longitudinal posterior, revelan un detalle interesante (fig. 644, *a*). En el momento en que la fibra se hace de vertical sagital, emite muy á menudo una rama fina, generalmente ascendente, á veces transversal ú oblícua. El tallo mismo suele emitir algunas colaterales finas y flexuosas (fig. 646, A), antes de cambiar de dirección y exhibir la dicotomía. Añadamos aún, que durante su marcha sagital, á través del *foco intersticial*, la rama principal ó descendente ó el tallo mismo (cuando no hay bifurcación) suministran gran número de colaterales, las cuales, dividiéndose y subdividiéndose en el citado foco (*b*), engendran nidos nerviosos para sus voluminosos elementos. Estas cola-

terales se observan también conforme aparece en la fig. 645, *e*, en el foco intersticial del gato, donde forman plexos sumamente complicados.

En el ratón se ve que el foco intersticial rebasa frontalmente el límite anterior de la comisura, lo que explica la existencia de ramas ó colaterales de curso ascendente (fig. 646).

Después de lo expuesto, dedúcese con gran verosimilitud esta consecuencia: la *comisura posterior representa una vía optico-refleja, destinada á llevar el impulso visual á los focos motores oculares.* Persuaden de este dictamen los siguientes hechos: residencia de las células de origen de la comisura en zonas del *nates* donde se reparten arborizaciones de fibras ópticas, y conexión de las fibras comisurales con las células del foco intersticial, cuyos axones robustos se incorporan, según expusimos en otro capítulo, al cordón longitudinal posterior, y se relacionan mediante colaterales con los focos optico-motores. La vía optico-motriz constaría, pues, de las siguientes neuronas: 1.°, fibra óptica ó neurona retiniana, ramificada en el tubérculo cuadrigémino anterior; 2.°, neurona mesocefálica formadora de la comisura posterior; 3.°, neuronas del foco calotal intersticial, con sus colaterales para los núcleos motores; y 4.°, neurona motriz de los núcleos del motor ocular común, patético y motor ocular externo.

Entre los dos fascículos longitudinales posteriores y constituyendo un asa de concavidad superior, aparece en los cortes frontales que contienen la comisura posterior, un haz comisural poco importante ya señalado por Schnopthagen, Honegger, Kölliker, Déjerine y otros. En los cortes frontales (método de Golgi) de la región de la calota del gato, parece como que sus fibras provengan del foco de Darkschewitsch y se incorporen al fascículo longitudinal del lado opuesto. Mas este punto reclama todavía nuevas investigaciones.

Comisura de Forel. — Esta comisura, correspondiente á la *decussatio hypothalamica posterior* de Kölliker, está situada encima del cuerpo mamilar, como tendida entre los dos cordones de la vía aferente de este cuerpo, con el cual no mantiene, sin embargo, ninguna relación. Una vez cruzadas bajo ángulos muy agudos, sus fibras se diseminan por el plano inferior de la calota, y se pierden en las inmediaciones del cuerpo de Luys y foco infrasensitivo ó de la *zona incerta*. Ignoramos el origen y terminación de estos conductores, que para Déjerine constituirían una comisura tendida entre los dos cuerpos de Luys, así como entre éstos y el núcleo rojo y campo de Forel del opuesto.

Detrás y debajo de la comisura de Forel aparece en los cortes frontales el cruce de las columnas del fornix, que ya dejamos descrito.

Comisura de Meynert.— Así se califica un sistema de fibras transversales, residentes debajo del suelo del ventrículo medio, encima y, sobre todo, detrás del kiasma óptico. Los cortes sagitales presentan, en el co-

nejo y cavia, tales conductores como tubos gruesos, esparcidos en un área extensa, y dirigidos, después de cruzar el rafe, hacia el espesor del pedúnculo, entre cuyos haces parecen perderse, como ya hizo notar Gudden.

Las conexiones de un tal sistema comisural son problemáticas. Gudden hace salir dichas fibras del kiasma mismo, para marchar hacia el pedúnculo. Según Darkschewitsch y Pribytkon, constituirían un sistema de relación entre el cuerpo de Luys, el núcleo lenticular y lemnisco interno. Déjerine niega que exista continuidad entre dicha comisura y el lemnisco, pero acepta una procedencia lenticular. En su sentir, la *comisura de Meynert* representaría una comisura establecida entre ambos focos lenticulares del cuerpo estriado.

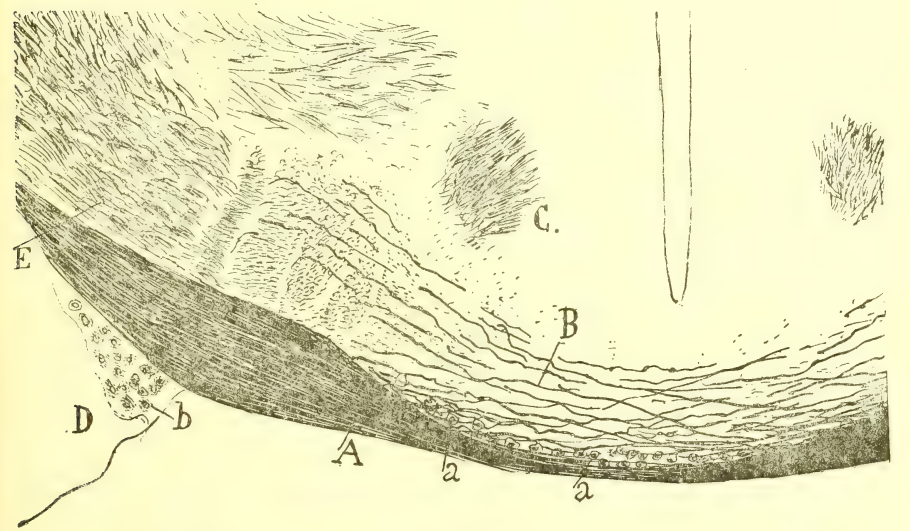


Fig. 647.—Corte frontal de la región del kiasma óptico en el *cavia cobaya*. (Método de Weigert-Pal). — A, cinta óptica ; B, comisura de Meynert ; D, región de la amígdala ; E, porción interna del pedúnculo cerebral ; C, columnas del fornix ; *a*, foco perikiasmático.

Las observaciones que nosotros hemos hecho en cortes frontales seriados del entrecerebro del cavia y conejo (método de Weigert) no autorizan semejantes dictámenes ; las fibras de Meynert, notables por su espesor, muy superior por cierto al de los tubos nacidos en el núcleo lenticular, no pasan jamás de la región externa del pedúnculo cerebral, entre cuyos haces parecen tornarse descendentes (fig. 647, B).

En cuanto al origen de las fibras comisurales, lo tienen probablemente en las voluminosas células del *foco tangencial ó post-kiasmático* (figura 647, *a*), desde el cual, haciéndose progresivamente profundas, ganan el rafe, que atraviesan formando aspa con las contralaterales. Cuando se

persiguen semejantes tubos en los cortes frontales (método de Weigert) se los ve situarse, en su origen, inmediatamente por encima y detrás de la comisura de Gudden, pareciendo desprenderse del kiasma, según presumió este sabio ; mas si el examen se efectúa con fuertes aumentos, se cae en la cuenta de que dicha procedencia es mera apariencia y que las gruesas fibras comisurales de Meynert (más robustas que las de las comisuras de Guddem) cesan constantemente entre los voluminosos elementos del *foco tangencial*, algunos de los cuales habitan entre los mismos paquetes kiasmáticos.

CORRIENTES NERVIOSAS EXÓGENAS DEL ENTRECEREBRO

El tálamo óptico, aparte de los dos grandes sistemas de fibras radiadas cortico-talámicas y talamo-corticales, está cruzado, ya sagital, ya oblícuamente, por *vías exógenas*, entre las cuales mencionaremos : el *pedúnculo cerebral*, la *vía sensitiva ó lemnisco interno*, la *vía trigeminal*, la porción terminal del *pedúnculo cerebeloso superior*, el *cordón longitudinal posterior*, las *columnas anteriores del fornix*, la *vía olfativa frontal*, la *estría córnea ó vía olfativa de proyección esfenoidal*, la *thœnia ó stria thalami*, el *cordón de Forel*, el *pedúnculo del cuerpo mamilar*, etc. Algunas de estas vías, así como las endógenas principales, han sido ya descritas en los capítulos precedentes ; otras lo serán cuando nos ocupemos del asta da Ammon y bulbo olfativo. Réstanos solamente hacer breve reseña de ciertas vías todavía enigmáticas en cuanto á su procedencia, tales como las *estrías interna* y *externa* y, sobre todo, del *pedúnculo cerebral*, sistema exógeno el más importante del tálamo.

Lámina medular interna. — Separando los núcleos interno y externo del tálamo humano, se halla una lámina de substancia blanca (*lámina interna*), que se dirige oblícuamente hacia abajo y afuera, bifurcándose hacia arriba para engendrar otra lámina subordinada, llamada *lámina superior*. Contiene fibras sagitales y oblícuas de arriba á abajo y de delante á atrás, difíciles de seguir en el hombre y grandes mamíferos, pero no tanto en el conejo y ratón, en los cuales se logra sorprender su ingreso en los haces superiores de la cápsula interna. Al nivel de la comisura blanda despréndense de este sistema, según afirma Déjerine, fibras horizontales. Sin negar que semejante corriente contenga fibras cortico-talámicas, nos ha parecido, y así lo hicimos constar en nuestro primer trabajo sobre el tálamo, que la mayoría de sus fibras pertenecen á la categoría de las talamo-corticales. Sus células de origen residen quizá en los focos internos, y acaso también en los del rafe.

Lámina medular externa. — Emplazada en el hombre entre el foco externo y el rayado superior, aparece en el conejo y ratón muy poco

desarrollada y confundida con las fibras talamo-corticales más externas del núcleo sensitivo. Ignoramos la procedencia de tales conductores.

PEDÚNCULO CEREBRAL.—Representa un vasto sistema de tubos sagitales, de sección semilunar, emplazado superficialmente en el plano inferior del cerebro medio y entrecerebro, bajo los cuales forma un relieve blanco que cesa frontalmente por inmersión bajo el lóbulo cerebral esfenoidal. Sepáranse ambos pedúnculos posteriormente por el espacio perforado y el foco interpeduncular, y más adelante por el cuerpo mamilar y *tuber cinereum*. Por arriba, se adhieren á la cara inferior del tálamo, en el cual ocupan, conforme avanzan hacia adelante, un plano más externo y superior, hasta que, convertidos en cápsula interna, penetran en el cuerpo estriado. Por abajo y fuera, están abrazados por la cinta óptica, que cruza casi normalmente las fibras pedunculares.

Examinado el pedúnculo en los cortes frontales seriados del ratón ó conejo (fig. 573), adviértese que su riqueza fibrilar aumenta de atrás á adelante, modificándose al par la disposición de sus manojos.

Al nivel del cuerpo mamilar, preséntase el pedúnculo verticalmente abultado y como deshilachado por los conglomerados celulares de la substancia negra. A su lado interno acóplase el pedúnculo mamilar, y superiormente confronta con un plano gris continuado hacia adelante con la *zona incerta*.

Los cortes algo más anteriores (fig. 610) que interesan el cuerpo de Luys, exhiben dicha vía más densa y delgada de arriba á abajo y con una sección semilunar de concavidad superior. Dispónense sus haces en series verticales paralelas, en cada una de las cuales la dirección de las fibras forma ángulo obtuso con las de las vecinas (fig. 612, B). A este nivel, formado ya el cuerpo geniculado externo é iniciado el núcleo sensitivo, agréganse al pedúnculo nuevas fibras llegadas de estos focos, constituyéndose un plano superior de manojos que rellena progresivamente la *zona incerta* y se extiende por dentro hasta el haz de Vicq d'Azyr.

Los cortes que pasan por el *tuber cinereum* presentan el plano superior de fibras talámicas notablemente acrecido, así como las adosadas á los bordes interno y externo del pié peduncular. A esta altura, el pedúnculo consta: 1.°, del sistema *motor ó región central* (fig. 607, I) del pié peduncular, continuado caudalmente con la vía piramidal; 2.°, del *cordón triangular ó externo*, formado principalmente con fibras llegadas del cuerpo geniculado externo (ratón, conejo) (fig. 607, H); 3.°, el *área blanca interna*, sistema muy robusto, generado por los manojos cortico-talámicos y talamo-corticales, relacionados con el núcleo interno, triangular y los del rafe, así como por las vías de proyección olfativa, las del tabique transparente y las nacidas al nivel del *tuber cinereum* (fig. 607, J); y 4.°, el *piso superior*, donde se disponen en series irregularmente horizontales

numerosos cordones conexionados principalmente con el foco sensitivo, los semilunares, rayados, núcleo de la *zona incerta*, etc. (fig. 607, M, Z).

En fin, cuando las secciones interesan el foco dorsal, todo este vasto sistema de conductores se disloca hacia afuera y arriba (fig. 594, M), gana el cuerpo estriado y forma la cápsula interna, á la cual se agregan todavía nuevas corrientes : las partidas y terminadas en los núcleos dorsales, angular, rayado dorsal y ventral; el de la cápsula interna, así como la tenia semicircular ó vía de proyección de la corteza olfativa esfenoidal, y en fin, un grueso cordón sagital, arribado del cuerpo geniculado externo (figura 607, F).

Colaterales pedunculares.—Durante todo su trayecto talámico, emiten las fibras pedunculares colaterales y aun terminales, destinadas ya á focos intersticiales, es decir, situados entre los haces, ya, y muy principalmente, á los grandes núcleos suprapedunculares que dejamos estudiados. Estos núcleos, punto preferente de arborización de dichas colaterales son de delante á atrás ; el *núcleo de la cápsula interna*, el *foco del cordón y campo de Forel* (y quizá también por intermedio de éste el *núcleo rojo*), el *cuerpo de Luys*, la *substantia nigra* y los *núcleos protuberanciales*. De presumir es, aunque este punto no aparezca suficientemente esclarecido, que las citadas colaterales tengan su origen en la porción motriz del pedúnculo cerebral.

Significación funcional de los sistemas de fibras del pedúnculo. — Empresa tan difícil como interesante sería precisar los sistemas funcionales, de cuya agregación se forma la gran formación peduncular, y señalar el origen y terminación de sus conductores. En este punto estamos casi reducidos á las enseñanzas de la clínica humana, dado que en los pequeños mamíferos (exceptuados la vía motriz y algunos sistemas pedunculares, cuyo origen talámico puede fácilmente sorprenderse), no se han realizado suficientes experimentos anatomo-patológicos.

La índole de nuestro libro no nos consiente hacer aquí la historia de la cuestión, ni citar las opiniones más autorizadas sobre la composición fisiológica del pedúnculo. Limitarémonos tan sólo á referir las conclusiones de los trabajos de Déjerine, autor que ha consagrado gran atención al argumento.

Divide este autor las radiaciones que bajan de la corteza y alcanzan el cerebro medio, en dos grandes formaciones :

1.ª *Vía peduncular.* — Comprende todas las fibras de proyección del segmento posterior de la cápsula interna, que no se detienen ni en el tálamo, ni en la región subtalámica, así como las fibras del segmento sublenticular de la cápsula interna constitutivas del cordón de Türck. Estas fibras, que podrían llamarse fibras pedunculares largas, suministran conductores al *locus niger*, al cerebro posterior, protuberancia y médula espinal.

2.ª *Radiaciones talámicas.* — Están formadas por el conjunto de los conductores cortico-talámicos y talamo-corticales, vías que reunen los

focos talámicos á todas las regiones de la corteza cerebral. Un poco arbitrariamente se han dividido estas radiaciones en : *a*) fibras cortico-talámicas anteriores ó frontales; *b*) fibras cortico-talámicas medias ó parieto-fronto rolándicas; *c*) fibras cortico-talámicas inferiores ú occipito-temporales.

3.ª *Radiaciones del cuerpo geniculado externo y tubérculo cuadrigémino anterior.*

4.ª *Radiaciones del cuerpo geniculado externo y tubérculo cuadrigémino posterior.*

5.ª *Radiaciones del núcleo rojo.*

La *vía peduncular* ó vía larga proviene, según Déjerine, del segmento central de los hemisferios, quedando excluídos de ella los sectores anteriores y posterior de éstos, es decir, los tres cuartos anteriores del lóbulo frontal y el lóbulo occipital con el pliegue curvo. Esta importante corriente pasa por la rodilla, segmento posterior y sublenticular de la cápsula interna, se entrecruza aquí con las radiaciones cortico-talámicas, geniculadas, etc., y gana el pedúnculo cerebral.

Este puede dividirse en cinco partes iguales : *a*) el *quinto interno*, llamado también *fascículo interno del pié peduncular*, recibe las fibras del opérculo rolándico y de la parte adyacente del opérculo frontal, es decir, de la zona motriz facio-faringo-laríngea. En su mayoría agótanse inferiormente en el núcleo rojo; otras llegan hasta la protuberancia, cruzando el rafe, y sólo unas pocas alcanzan las pirámides bulbares. Por lo demás, este fascículo ha sido reconocido por diversos autores, que le han dado nombres variados (*asa del núcleo lenticular* de Meynert, *fascículo cortico-protuberancial* ó fronto-protuberancial de Flechsig, *fascículo psíquico ó intelectual* de Brissaud, etc.). La circunstancia de comprender entre sus fibras las destinadas á focos de los nervios craneales, que tanta participación toman en los movimientos de la expresión del rostro y lenguaje articulado, explica la gran importancia concedida á dicho cordón y las designaciones de *fascículo psíquico*, *del lenguaje*, etc., con que se le ha bautizado.

El nombre de *geniculado* con que se le conoce también, se debe al hecho de continuarse con el *haz geniculado* ó porción angular de la cápsula interna.

b) *La porción media ó fascículo medio* del pié peduncular, que forma las tres quintas partes centrales de éste, nace de los cinco sextos superiores de las circunvoluciones rolándicas, de los piés de inserción de las circunvoluciones frontales y parietales primera y segunda, y del lóbulo paracentral; pasa después por el segmento posterior de la cápsula interna, y se continúa inferiormente con la vía piramidal directa y cruzada de la médula espinal, no sin haber suministrado á su paso por el cerebro medio conductores destinados al *locus niger* y á los focos de la protuberancia y al núcleo de origen del facial. Todas estas fibras marchan entremezcladas en el pié peduncular, de suerte que no existe un fascículo facial ó protuberancial distinto de los otros, sino un complexus de fibras destinado á repartirse en focos diferentes.

c) *La porción externa del pié peduncular* ó *cordón de Türck*, constituye el quinto externo de esta vía y nace del lóbulo temporal, y particularmente de la corteza de la segunda y tercera circunvoluciones temporales; pasa primero por el segmento sublenticular de la cápsula interna

y luego por el segmento posterior de ésta, y se termina casi enteramente en los núcleos pónticos (porción postero superior).

Según Flechsig, que demostró primeramente la no intervención de este fascículo en la vía piramidal, contendría además de fibras temporales, conductores nacidos en el lóbulo occipital.

Síntesis anatomo-fisiológica del tálamo óptico. — Prescindiendo de los sistemas de paso, y de los focos de textura y conexiones

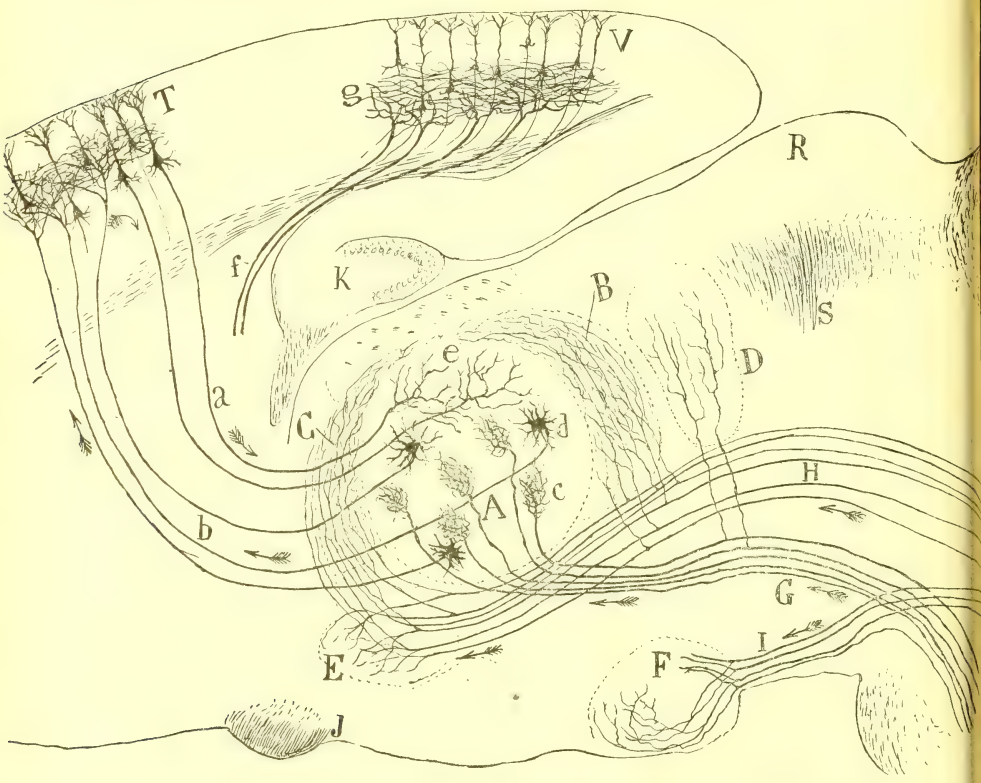


Fig. 648. — Figura esquemática de las vías sensitivas (lemnisco y vía trigeminal) destinada á mostrar los componentes típicos de los centros talámicos superiores. — A, foco sensitivo principal del tálamo ; B y C, núcleos sensitivos accesorios ó trigeminales ; D, foco talámico posterior ; F, núcleo mamilar externo ; G, lemnisco externo ó cinta de Reil ; H, vías centrales del quinto par y de otros territorios ; I, pedúnculo del cuerpo mamilar ; J, kiasma óptico ; K, asta de Ammon ; T, corteza cerebral motriz ; V, corteza cerebral visual ; *a*, fibras sensitivas cerebrales ó cortico-talámicas ; *b*, vía sensitiva superior ó talamo cortical ; *f*, vía óptica superior ó talamo-cortical ; E, núcleo de la *zona incerta*.

desconocidas, y ateniéndonos no más á los núcleos talámicos de organización mejor estudiada, podemos considerar el entrecerebro como un segmento encefálico resultante de la juxtaposición de dos clases de centros de significación fisiológica diferente.

1.° La *región talámica superior*, ó tálamo propiamente dicho, contie-

ne las estaciones sensoriales intermediarias (visuales, sensitivas, acústicas, etc.), en las que se terminan completamente, por medio de arborizaciones libres, ciertas neuronas centrípetas de segundo orden, y principian las de tercer orden ó tálamo-corticales.

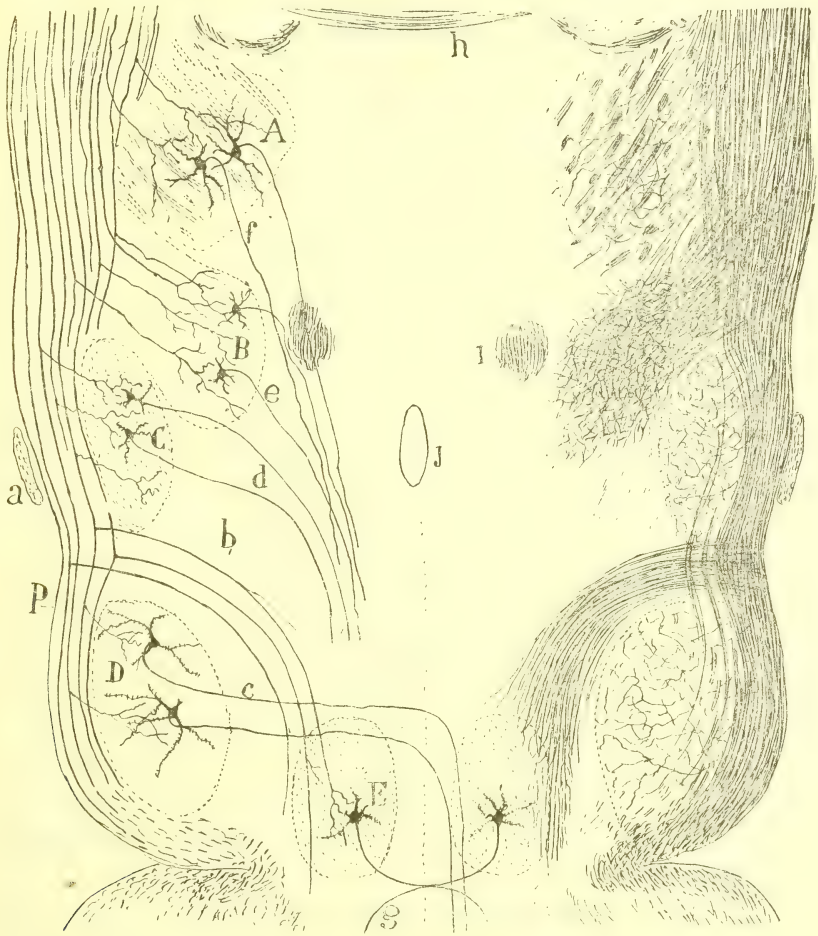


Fig. 649. — Esquema del conjunto de los focos infratalámicos motores. Corte horizontal del tálamo del ratón.—A, foco rayado ; B, núcleo de la cápsula interna ; C, foco de Luys ; D, *substantia nigra ;* E, núcleo rojo ; J, pedúnculo cerebral ; *a*. cinta óptica ; *b*, cordón de Forel ; *c*, vía centrífuga de la *substantia nigra ; d*, viá centrífuga del ganglio de Luys ; *e* y *f*, vías centrífugas respectivamente de los focos rayado ó de la cápsula interna ; *g*, fascículo de Monakow ; *h*, comisura anterior.

2.° La *región inferior* ó *subtalámica* contiene las estaciones motrices ó centrífugas, en las que se arborizan ciertas fibras procedentes de la corteza cerebral, las cuales entran en relación con células nerviosas, cuyo axon centrífugo se termina, según toda probabilidad, en los focos motores.

Dichas regiones no albergan solamente focos de la misma categoría; porque en el plano talámico superior se encuentra un núcleo probablemente centrífugo, el *ganglio de la habénula*, y en el plano subtalámico yace el *cuerpo mamilar*, foco de naturaleza centrípeta ligado íntimamente con el centro dorsal, y comparable, según dijimos más atrás, con los núcleos sensoriales primarios (focos de los cordones de Goll y de Burdach, retina, foco ventral del acústico en el bulbo, etc.).

3.° Pertenecen á la categoría de *núcleos sensoriales* ó estaciones intermediarias en el camino de los impulsos de origen periférico, el *cuerpo geniculado interno*, el *cuerpo geniculado externo*, el *sensitivo*, el *foco de la zona incerta*, el *dorsal*, los *semilunares*, el *triangular* y verosímilmente los conglomerados del rafe.

Figuran muy probablemente en la clase de las *estaciones motrices intermedias*: el *núcleo de la cápsula interna*, los *focos rayados*, el *núcleo del campo de Forel*, el *cuerpo de Luys*, la *substantia nigra*, el *núcleo rojo* y el *tuber cinereum*.

4.° Cada foco sensorial talámico comprende los siguientes factores constitutivos: 1.°, fibras aferentes ó sensoriales; 2.°, células de axon largo formadas de una vía eferente central ó tálamo-cortical; 3.°, células de axon corto arborizado en el espesor de los plexos formados por las fibras aferentes; 4.°, fibras cortico-talámicas ó centrífugas, cuyas arborizaciones parecen llevar á la articulación neuronal sensorial una corriente de origen cerebral, indispensable al funcionamiento de los citados centros.

La terminación de cada fibra centrípeta y centrífuga ó cerebral, se efectúa en un territorio separado de los núcleos talámicos, de suerte que existe una verdadera proyección espacial en el centro talámico, proyección que corresponde al área sensorial periférica. Por virtud de este modo de conexión por grupos isodinámicos, el cerebro puede influir mediante las fibras cortico-talámicas sobre territorios determinados del campo sensorial, acaso inhibiendo, acaso intensificando determinadas corrientes (1).

(1) Para más detalles sobre este punto, consúltese: Plan de estructura del tálamo óptico. *Conferencia dada en la Facultad de Medicina de Madrid el día* 28 *de abril de* 1903. *Revista de Medicina y Cirugía prácticas.* Mayo 1903.

CAPITULO XXXVI

CUERPO ESTRIADO

Núcleo caudal y núcleo lenticular. — Haces corticales de paso, células de axon largo, células de axon corto, colaterales motrices y fibras aferentes.

El *cuerpo estriado*, llamado así por el aspecto rayado de blanco que le dan los numerosos fascículos nerviosos que lo cruzan, es un ganglio voluminosísimo situado en el espesor de los hemisferios cerebrales, por fuera del tálamo y en torno de la cápsula interna. Consta de dos grandes masas ó focos : el *núcleo caudal*, de aspecto piriforme, más grueso por delante que por detrás, y situado inmediatamente por fuera del tálamo óptico y por encima y dentro de la cápsula interna; y el *núcleo lenticular*, emplazado por fuera y debajo de esta vía, en el seno del lóbulo esfenoidal. A la manera del tubérculo cuadrigémino anterior ó lóbulo óptico, el cuerpo estriado es un centro nervioso decadente, cuyas actividades, primitivamente muy complejas y elevadas, fueron sucesivamente restringiéndose hasta parar en puras coordinaciones de movimientos reflejos. Todavía hoy aparece en los peces como la única representación de la vesícula cerebral anterior. Durante el desarrollo filogénico, el cuerpo estriado ó ganglio cerebral se desdobló ; de su seno emigraron, para constituir esfera aparte, los corpúsculos piramidales de la corteza cerebral (rudimentaria en los batracios, reptiles y aves), es decir, los encargados de las funciones psíquicas más nobles ; y en su territorio permanecen, constituyendo propiamente el *cuerpo estriado* de los mamíferos, las células consagradas á los reflejos superiores.

ESTRUCTURA GENERAL DEL CUERPO ESTRIADO

Cuando se examina cualquiera de los dos focos citados, es decir, el *caudal* ó el *lenticular* del hombre, por el método de Nissl, adviértense cuatro factores generales de construcción : 1.°, *haces nerviosos de paso*, formadores de las vías que enlazan el cerebro anterior con los focos del cerebro intermediario, medio y demás centros inferiores ; 2.°, *células pequeñas* (de 8 á 14 μ), esferoidales ó poligonales, de protoplasma escaso, pálido y casi exento de cromatina protoplásmica ; 3.°, *células más voluminosas*, con escasos granos cromáticos en su interior ; 4.°, en fin, *célu-*

las gigantes, estrelladas, provistas de numeroso núcleo y de cuerpo celular rico en grumos cromáticos. Los dos primeros tipos celulares son numerosísimos, constituyendo una masa continua que rellena todos los intervalos yacentes entre los haces de paso ; la célula gigante es, por lo contrario, escasa, mostrándose en el hombre esparcida acá y allá y separada á menudo por grandes distancias. En los animales (conejo, gato, etcétera), hállanse igualmente estas tres categorías neuronales, pero la especie gigantesca discrepa menos en tamaño de las otras y no afecta tampoco la riqueza cromática del hombre y mamíferos de gran talla (30 á 40 μ).

Si en vez del método de Nissl echamos mano de los que colorean el armazón fibrilar, por ejemplo, de nuestro método de nitrato de plata é hidroquinona (1), podrá fácilmente repararse que los tipos medianos y pequeños (células de axon corto) carecen de neurofibrillas, presentándose el protoplasma completamente incoloro, mientras que los corpúsculos grandes, correspondientes, según veremos luego, á las células de axon largo, alojan en el soma un retículo fibrilar laxo y delgado, modelado en haces al nivel de las dendritas.

Pero el estudio del cuerpo estriado debe completarse con las revelaciones del cromato de plata, las cuales añaden á los susodichos factores constructivos cuatro más : los *elementos nerviosos enanos*, las *colaterales de las fibras de paso*, las *arborizaciones de fibras ascendentes* y los *elementos neuróglicos*.

Células medianas y pequeñas de axon corto. — Estos elementos ya vistos por Marchi (2) y confirmados por nosotros (3), Kölliker (4), Cl. Sala (5), Déjerine (6) y La Villa (7), son extraordinariamente abundantes, sobre todo, en el núcleo caudal, donde forman extensas aglomeraciones. Según aparece en la fig. 650, A, tomada del hombre, afectan una forma esférica ó poligonal, emanando del soma una infinidad de expansiones divergentes, espinosas, sobriamente ramificadas y terminadas á no larga distancia.

El axon bastante fino, procede ya del cuerpo, ya del arranque de una

(1) *S. R. Cajal* : Sobre un sencillo método de colorear las fibrillas interiores del protoplasma nervioso. —*Archivos latinos de Biología y Medicina*, núm. 1.°, Octubre de 1903.

(2) *Marchi* : *Riv. sperimentale de Freniatria*, vol 12, 1887 (Sulla fina struttura dei corpi striati e dei talami ottici).

(3) *S. R. Cajal* : Algunas contribuciones al conocimiento de los ganglios del encéfalo. V. Cuerpo estriado. *Anal. de la Socied. españ. de Historia natural*, 2 de agosto de 1894.

(4) *Kölliker* : Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 2. Bd., 1896, pág. 615.

(5) *Cl. Sala* : La corteza cerebral de las aves, 1893.

(6) *Déjerine* : Anatomie des centres nerveux, vol. II, pág. 306.

(7) *J. La Villa* : Algunos detalles sobre la estructura del cuerpo estriado. Tesis del Doctorado. *Revista Ibero-americana de Ciencias médicas*, junio 1903.

dendrita, traza, á menudo, alguna revuelta inicial, y se descompone en seguida en una rica, complicada y varicosa arborización libre que, en ciertos corpúsculos, apenas sobrepasa el perímetro de la arborización protoplásmica. En el hombre, así como en el perro, gato y conejo, con-

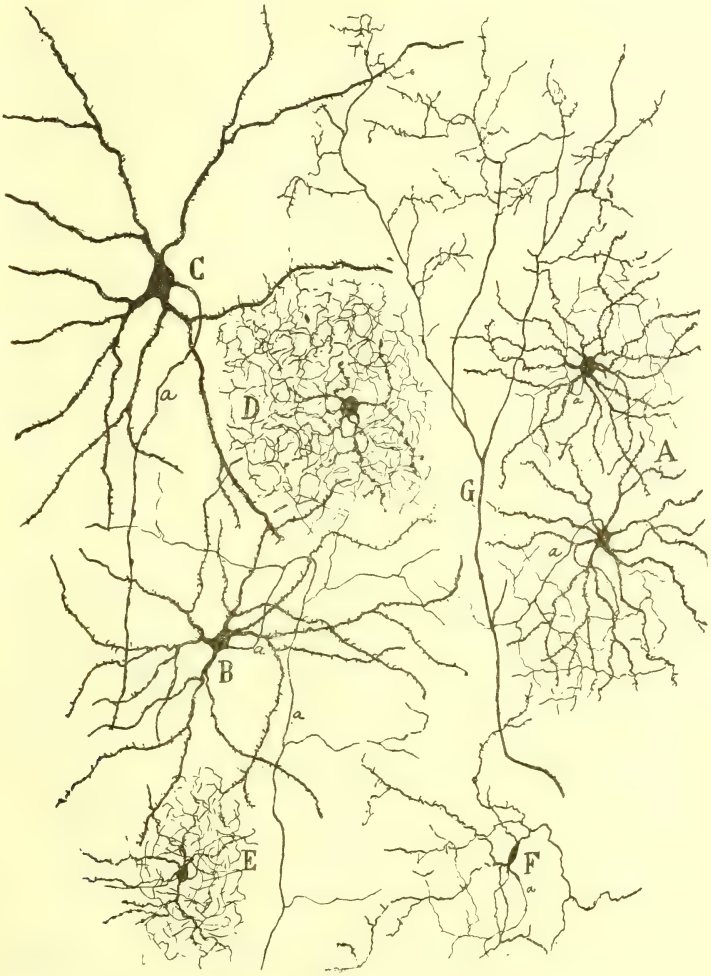


Fig. 650. — Algunos tipos celulares del núcleo caudal estriado del niño tomados de la región vecina al *claustrum*. — A, células de axon corto y de talla pequeña; B, célula de axon largo descendente; C, célula gigante de axon largo; D, E, corpúsculos enanos de axon corto; G, fibra ascendente arborizada.

forme hemos mostrado nosotros, Déjerine y La Villa, se observan dos variedades de esta categoría:

a) Células voluminosas de axon corto, cuya expansión funcional cubre de ramas un gran espacio del núcleo lenticular ó caudal (fig. 651, B); y *b) células medianas ó pequeñas*, guarnecidas de numerosas y delgadas den-

dritas divergentes, y cuyo axon es finísimo, arborizándose á corta distancia. Entre ambos tipos vénse también transiciones (fig. 651, C).

Células nerviosas, enanas ó neurogliformes (fig. 650, D).—Mencionadas por mi hermano (1) y Cl. Sala (2), en el ganglio basal de los ver-

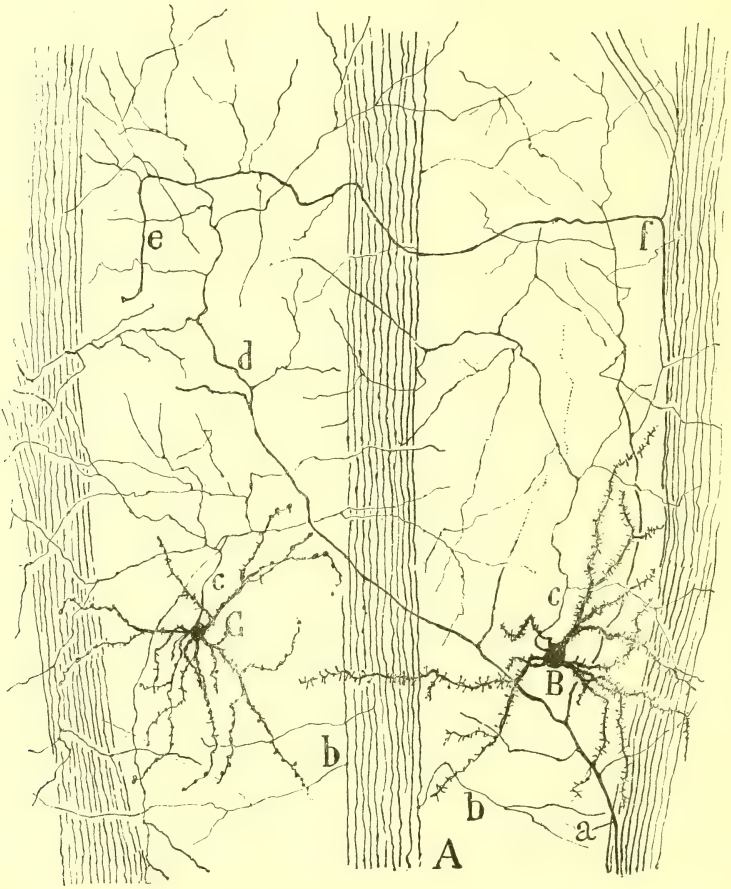


Fig. 651.—Trozo de un corte sagital del cuerpo estriado del conejo de pocos días.—A, fascículos nerviosos de paso; B, célula grande de axon corto; G, célula mediana de axon corto; *a*, fibra ascendente ramificada; *e*, axon largo de una célula cuyo soma no está impregnado; *b*, colaterales de fibras de paso.

tebrados inferiores, observadas por nosotros en el hombre (3), estas células afectan talla diminuta (de 6 á 10 μ), forma esférica y un aspecto que

(1) *P. Ramón Cajal:* Trabajos de la sección de técnica anatómica de la Facultad de Medicina de Zaragoza, 1889.

(2) *Cl. Sala Pons*: La corteza cerebral de las aves, Madrid, 1893.

(3) *S. R. Cajal*: Estructura de la corteza acústica. *Rev. trim. microgr.*, tomo V, 1900.

á primera vista recuerda el de un elemento neuróglico de cortas radiaciones. Mas el examen con un poderoso objetivo apocromático, nos permite discernir, en seguida, algunas cortas y muy varicosas dendritas (fig. 650, D), y sobre todo, un axon delicadísimo, el cual, apenas nacido, se descompone en una arborización densa, tupidísima, y sin par delgada, en las mallas de la cual parecen alojarse los elementos de axon corto del tipo común.

Células del axon largo. — Indicadas, aunque sin pruebas suficientes, por Marchi, han sido plenamente demostradas por nosotros, Kölliker, Déjerine y La Villa en los mamíferos, así como por Edinger y mi hermano, van Gehuchten y Claudio Sala en los vertebrados inferiores.

Su existencia era muy de presumir desde que Edinger (1) nos reveló que del ganglio primordial (*Stammganglion*) de los peces, reptiles y batracios, centro homólogo del cuerpo estriado de los mamíferos, procede un importante cordón, el *fascículo basal del cerebro anterior*, el cual desciende para terminarse en centros inferiores del eje cerebro-raquidiano.

Para cerciorarse bien de la existencia de estos corpúsculos, nada mejor que recurrir al ratón recién nacido ó de pocos días, donde los elementos del cuerpo estriado son extremadamente sencillos y resulta, por ende, empresa fácil la persecución de la expansión funcional (2). Según se aprecia en la fig. 652, A, en tan tempranas edades, semejantes células afectan figura en huso con expansiones polares gruesas y sobriamente ramificadas; del soma ó de una dendrita nace un axon robusto, que después de trazar alguna revuelta inicial, se torna descendente, incorporándose á los haces medulados de paso y penetrando, en definitiva, en el pedúnculo cerebral. Mas las citadas células son todavía muy embrionarias, y no revelan colaterales nerviosas; sólo en algunos casos hemos visto nacer del punto de inflexión del axon una fibrilla ascendente, quizá dirigida á la corteza cerebral.

En el adulto (conejo, gato y hombre), las referidas neuronas de axon largo son muy voluminosas, adoptan forma en huso, poligonal ó estrelladas y están guarnecidas de largas y robustas dendritas, menos numerosas en general que en los elementos de axon corto, y cubiertas de infinitos apéndices espinosos. Por su talla, cabe diferenciarlas en un corpúsculo gigante de 40 á 50 μ, y de larguísimas expansiones sobriamente ramificadas (fig. 650, C); y en otro, menos voluminoso, frecuentemente triangular ó fusiforme, bien estudiado por Kölliker y La Villa (fig. 650, B).

El axon espeso, desprovisto de colaterales en ciertas células, cúbrese

(1) *Edinger: Deutsche med. Wochenschriff*, núm. 26, 1887.

— *Verhandl. der anat. Gesellschaft in Strassburg*, 1894 y su obra en conjunto: Vorlesungen uber den Bau der Nervösen Centralorgane des Menschen und der Thiere, &, 5 Aufl. Leipzig. 1896.

(2) *S. R. Cajal*: Corps strié. *Bibliographie anatomique*, n° 2, 1895.

de una vaina medular y se incorpora seguidamente á los haces de paso; pero es mucho más frecuente observar, según hicimos notar hace tiempo, que antes de su ingreso en los haces, describa una gran revuelta, durante la cual emite varias colaterales largas y prolijamente ramificadas (figura 651, *e*). Frecuentemente, este trayecto inicial del axon resulta en el ratón y conejo casi transversal á la dirección de los fascículos de paso, pudiendo así recorrer dicha fibra gran extensión del núcleo caudal y lenticular. Tampoco es raro observar en el punto de su incorporación á los

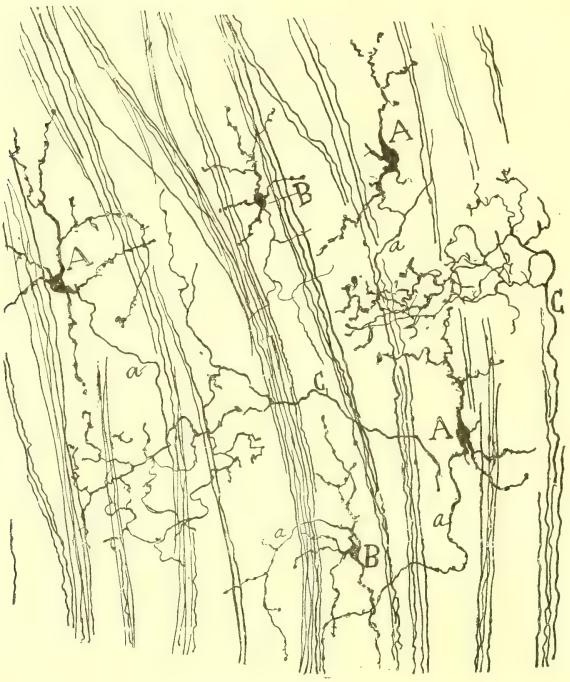


Fig. 652.— Corte sagital de un trozo de núcleo caudal del ratón recién nacido.— A, células de axon largo ; B, elementos de axon corto ; G, fibras nerviosas ascendentes.

haces, la larga rama ascendente antes citada, quizá terminada en lo alto del cuerpo estriado ó en plena corteza cerebral (fig. 651, *f*).

Fibras nerviosas del cuerpo estriado.— Cuando se examina un corte sagital lateral del cerebro de un roedor (ratón, cavia, conejo), apréciase con la mayor evidencia un hecho señalado por todos los anatómicos, esto es, que el cuerpo estriado está cruzado por numerosas vías ó cordones blancos sagitales que, partiendo de la corteza cerebral, asaltan el tálamo y pedúnculo cerebral. Lo que en el hombre se llama *cápsula interna*, no es sino una condensación central de muchos de estos cordones blancos, que en los pequeños mamíferos se hallan muy diseminados.

Un examen cuidadoso de tales cordones de paso en los preparados de Golgi de los roedores de pocos días prueba, concordantemente con las enseñanzas de la anatomía patológica humana y de la neurología comparada, que los citados haces constan de las siguientes categorías de conductores: 1.°, fibras descendentes ó de la vía piramidal, que bajan hasta la médula; 2.°, fibras descendentes probablemente moto-reflejas, nacidas en las células de axon largo del centro que nos ocupa; 3.°, fibras ascendentes probablemente sensitivas, arborizadas en el cuerpo estriado; 4.°, en fin, numerosos conductores de paso pertenecientes á la categoría de los cortico-talámicos y talamo-corticales, sin contar todavía las vías de unión ascendentes y descendentes que enlazan el cerebro con los ganglios del meso-céfalo y cerebro posterior.

Kölliker añade aún la existencia de una quinta clase de conductores, ó sean, fibras descendentes, que originadas en la corteza cerebral, se arborizarían entre las células del cuerpo estriado. Semejante vía cortico-estriada, parece implicada por las experiencias de Monakow, Bianchi y d'Abundo, Marinesco (1), etc., autores que observaron atrofias y degeneraciones del cuerpo estriado, consecutivas á la extirpación en los animales de diversas regiones de la corteza cerebral. Pero tales fibras no han aparecido hasta hoy en nuestros preparados, á pesar de la insistencia con que las hemos buscado en el gato y conejo. Expongamos ahora detalles de algunos de los citados conductores.

Fibras ascendentes arborizadas. — Vagamente indicadas por Marchi, que no logró determinar su naturaleza y procedencia, estas fibras fueron primeramente demostradas por nosotros en el conejo, donde según se aprecia en la fig. 651, *a*, muéstranse bajo la forma de axones gruesos ascendentes, que, á distintas alturas de los haces de paso, se desprenden de ellos, y bifurcándose y dividiéndose repetidamente, engendran una vasta arborización en relaciones de contacto con una cantidad enorme de corpúsculos nerviosos de axon largo y corto. Las últimas ramillas son varicosas, flexuosas y están erizadas de ramúsculos colaterales breves, particularidad que se advierte muy bien en el cuerpo estriado humano (fig. 650, G).

Tamañas arborizaciones han sido comprobadas por Kölliker en el núcleo lenticular, y por La Villa en todo el cuerpo estriado. En algún caso hemos notado que una rama alta de la citada arborización gana la corteza cerebral, donde ignoramos cómo termina (ratón).

Colaterales de las fibras motrices de paso. — Estudiando hace tiempo en el ratón y rata la marcha de los axones de las pirámides cerebrales (2),

(1) *Marinesco*: Ueber die Funktionen der Corpora striata. *Sitzungsber. des Intern. med. Kongrés.* in Kopenhagen, 1866.—Véase también *Compt. rend. de la Société de biologie.* Febr. 1895.

(2) *S. Ramón y Cajal*: Structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. *La Cellule.* Vol. XIII, 1891.

reconocimos que, durante su paso á través del cuerpo estriado, emiten de tarde en tarde algunas colaterales arborizadas entre las células de este centro (fig. 651, *b*), al cual deben transmitir alguna excitación motriz voluntaria. En el conejo, gato y hombre pueden encontrarse igualmente tales ramillas, aun cuando sea casi imposible determinar la especie de fibras de paso de que provienen. Las arborizaciones en que semejantes colaterales se resuelven son bastante complicadas y parecen contraer especiales relaciones con las células de axon largo.

¿Representan estas fibras cortico-estriadas indirectas la única vía por la cual obra el cerebro sobre el cuerpo estriado?

Por lo que hace á los roedores, nos atreveríamos á contestar afirmativamente, por haber sido explorada, con mucha atención, la disposición de los haces de paso y colorearse éstos con gran perfección; pero naturalmente subsiste la posibilidad de que en el hombre y mamíferos gircncéfalos, donde el análisis es más difícil, exista, además del sistema colateral precitado, una vía especial de fibras córtico-estriadas directas, conforme supusieron Meynert y modernamente Marinesco, Kölliker, etc. Déjerine, que ha estudiado cuidadosamente este punto en el cerebro humano, se pronuncia resueltamente en contra de la realidad de esta vía, afirmando que las atrofias consecutivas á ablaciones corticales, observadas por Monakow, Bianchi y d'Abundo y Marinesco, etc., son de poca importancia y pueden explicarse por la desaparición de las colaterales, la reabsorción de los haces de paso y la forzosa inacción del órgano, no siendo tales lesiones comparables en ningún caso con las considerables atrofias que sufre el tálamo en las mismas condiciones experimentales.

De los demás sistemas de paso nada podemos decir, ignorando si, contra toda verosimilitud, mantienen alguna conexión con el cuerpo estriado. Sólo las fibras del lemnisco interno nos ha parecido que daban alguna rama para este ganglio; pero el hecho, por demás difícil de precisar, á causa de la dificultad de sorprender á un tiempo el trayecto intraestriado y arborización cortical de tales conductores, exige confirmación.

Fibras estrio-talámicas ó de proyección del cuerpo estriado.—Dejamos dicho más atrás que fibras nacidas de las células de axon largo del cuerpo estriado descienden hacia la cápsula interna confundidas con los manojos de paso. En los pequeños mamíferos, los métodos anatómicos no permiten seguir el trayecto ulterior de tales conductores. Pero las investigaciones de Edinger en el perro descerebrado de Goltz, y las de Déjerine recaídas en varios casos de lesiones cerebrales, en los cuales la desaparición de una gran parte de las vías de proyección corticales hacía relativamente fácil la persecución de las originadas en el cuerpo estriado, han permitido esclarecer un tanto este punto, enseñándonos que la mayoría de las radiaciones centrífugas estriadas se terminan en el cerebro intermediario. Según Déjerine, el principal contingente acabaría en la

región subtalámica y preferentemente en el *cuerpo de Luys*, *asa lenticular* y *fascículo de Forel*. (Este último ya hemos mostrado que procede en realidad de la cápsula interna).

Disposición de los factores anatómicos supradichos en los focos del cuerpo estriado. — La descripción precedente se refiere, sobre todo, al *núcleo caudal*, que es el principal conglomerado gris del cuerpo estriado de los pequeños mamíferos. Por lo demás, la disposición estructural aludida no se reduce sólo al área de este foco, sino que rebasa por atrás y abajo el territorio de la cápsula interna, llegando en el conejo y gato hasta cerca del comienzo del lóbulo esfenoidal. En realidad, las designacio-

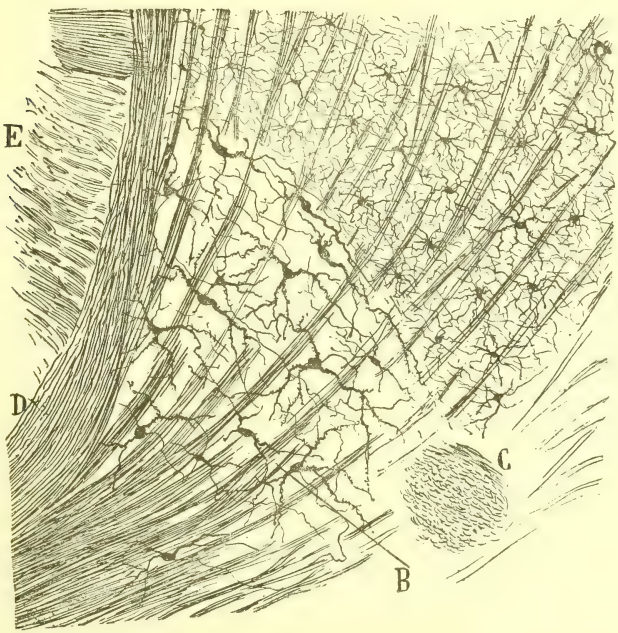


Fig. 653. — Trozo de un corte sagital del cerebro del ratón de veinte días.— A, núcleo caudal ; B, foco de células gigantes ; D, cápsula interna ; C, comisura anterior ; E, *thœnia semicircularis*.

nes de *núcleo lenticular* y caudal tienen un sentido meramente topográfico, correspondiendo á las porciones del cuerpo estriado, situadas, respectivamente, en el hombre y mamíferos girencéfalos por encima y debajo de la cápsula interna. Más propio sería dividir dicho ganglio en tres grandes compartimentos, á saber : *foco antero-superior*, relacionado con la corteza fronto-parietal (*núcleo caudal*); *foco inferior ó esfenoidal* (correspondiente á los territorios inferiores del *núcleo lenticular*), y *núcleo central ó de células gigantes*, yacente cerca de la cápsula interna en continuación del núcleo lenticular, y en un paraje en donde convergen,

apretándose, todas las radiaciones derivadas del cerebro fronto-parietal.

Expongamos algunos detalles de estos focos :

Foco interno ó de células gigantes (fig. 653, B).— Cuando se da un corte sagital algo lateral de los hemisferios (ratón, conejo), adviértese que al nivel de la comisura anterior, entre ésta y la *thœnia semicircularis*, la trama del núcleo caudal cambia bruscamente de aspecto : al plexo nervioso tupidísimo sucede una materia intersticial, pálida y pobre en fibrillas terminales, y las innumerables neuronas pequeñas y medianas de axon corto son reemplazadas por unos elementos gigantes de figura estrellada ó en huso y provistos de un protoplasma rico en husos cromáticos (gato, conejo).

En los preparados de Golgi, nótase que las robustas dendritas de tales corpúsculos marchan en gran parte perpendiculares á los haces de la cápsula interna, y que el axon, después de seguir parecida dirección ó correr oblícuamente con relación á los haces, parece tornarse descendente. En el gato, donde los referidos elementos se impregnan muy bien, exhiben talla gigante, y la expansión funcional, de curso asimismo transversal, emite constantemente una ó dos colaterales ramificadas en el espesor del foco. Semejantes robustos elementos, pueden prolongarse por entre los haces de la cápsula interna hasta la región hipotalámica.

Además de las mencionadas células, hállanse también, aunque en poco número, otras menos voluminosas, cuyas propiedades morfológicas no hemos podido puntualizar.

En conclusión : el *foco central ó de células gigantes*, casi exclusivamente formado de neuronas de axon corto descendente, posee verosímilmente un alto valor filogénico, por ser de todas las masas grises del cuerpo estriado la más semejante al núcleo basal de los vertebrados inferiores, núcleo en el cual faltan, según veremos, los elementos de axon corto.

Núcleo caudal.— Queda ya descrito al exponer la estructura general del cuerpo estriado. Aquí añadiremos solamente que sus células parecen constituir una formación continua, dominando entre ellas los elementos medianos y grandes de axon corto. Según La Villa, en el gato y perro, las neuronas gigantes de axon largo se concentran especialmente en la porción infero-externa del núcleo y proximidad de la cápsula interna. En la región vecina al ventrículo, aparece una faja plexiforme muy tupida, constituída de varias hileras de elementos gruesos y medianos de axon libre. corto, cuyas dendritas marchan en gran parte paralelas á la superficie

En fin, citemos los factores neuróglicos, que consisten : 1.°, en células epitélicas del ventrículo, cuyas expansiones radiales penetran ramificándose en el espesor del foco caudal ; 2.°, numerosos corpúsculos neuróglicos de cortas y esponjosas radiaciones, semejantes en un todo al tipo de la substancia gris, referido en la *Parte general* de este libro.

Núcleo lenticular. — Como es sabido, este foco presenta en el hombre

una sección frontal triangular, dividida en tres áreas concéntricas : una obscura, periférica ó externa, llamada *putamen*, y dos internas de color gris pálido, designadas *globus pallidus*. Entre el putamen y el segmento exterior del *globus pallidus* destaca una lámina blanca arqueada *(lámina medular externa)*; una formación semejante, aunque menos extensa, yace entre los dos segmentos del *globus* (*lámina medular interna*).

En los pequeños mamíferos (gato, conejo y ratón) el núcleo lenticular se muestra relativamente más grande que en el hombre, rellenando todo el lóbulo esfenoidal y relacionándose íntimamente, mediante nu-

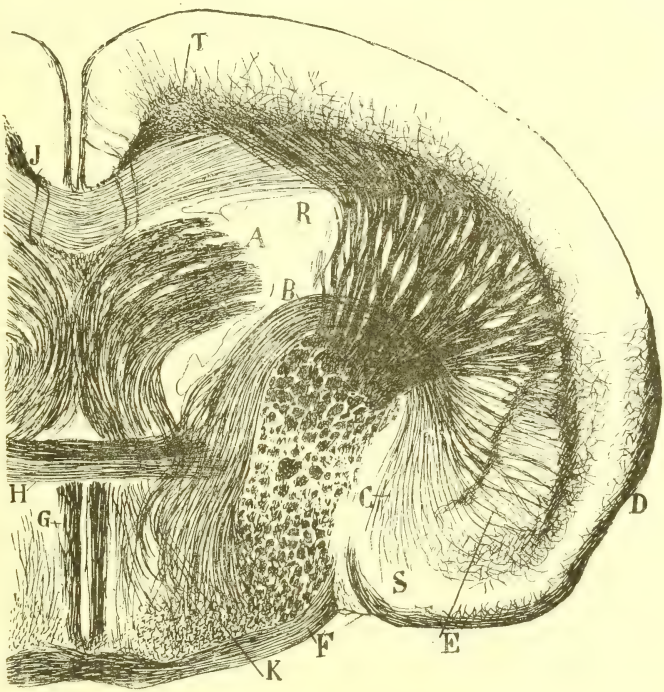


Fig. 654. — Corte frontal del cerebro del ratón de pocos días. — A, columnas anteriores del fornix ; B. estría córnea ; D, corteza esfenoidal olfativa ; E, porción externa del foco lenticular ; R, foco caudal cruzado por la cápsula interna.

merosos haces radiados, con la corteza olfativa, de la cual parece una dependencia. A semejanza del hombre, presenta este foco también segmentos grises separados por tabiques de substancia blanca; pero éstos núcleos secundarios, de forma y posición algo variables en cada animal, no son fácilmente comparables con los humanos. Entre estos territorios, destacan sobre todo: uno *externo*, muy extenso (fig. 654, E), en forma de coma, íntimamente ligado á la corteza esfenoidal superior, foco que La Villa identifica con el *antemuro*, aunque quizás represente el *putamen*; otro *interno superior*, vecino de la cápsula interna, de figura redondeada

y compuesto de diminutos elementos; y en fin, *dos ó tres pléyades pequeñas* colocadas hacia adentro y abajo, no lejos de la amígdala, las cuales, con el territorio precedente, representen acaso el *globus pallidus* del hombre.

De todos estos focos, el externo contiene los corpúsculos más voluminosos, reconocibles ya en los preparados de Nissl, por la forma poligonal ó triangular del soma y la riqueza en granos cromáticos. El cromato de plata presenta tales elementos, según ha mostrado La Villa, de figura en huso, triangular ó estrellada con larguísimas y poco ramificadas dendritas polares. El axon, muy robusto, traza grandes revueltas, suministra larguísimas colaterales ramificadas y tiene la particularidad de dicotomizarse después de largos recorridos, cubriendo sus ramas una gran parte del foco. A veces, una de las dos ramas robustas, terminales, tras largo y complicado itinerario hacia arriba y adentro, parece ingresar en la vía de proyección del lóbulo esfenoidal, entremezclándose á las radiaciones originadas en la vecina corteza olfativa. De todos modos, es dudoso que tales elementos correspondan á los de axon largo, porque en los preparados en que las células no se han coloreado y sí las fibras nerviosas, se descubren á menudo largos cilindros-ejes parecidos á los precedentes, ramificados en ángulo recto y agotados á fuerza de emitir ramillas dentro de los confines del ganglio lenticular.

Los demás focos (medio é internos) contienen corpúsculos estrellados, en su mayoría de axon corto. Sin embargo, la dificultad de seguir la expansión nerviosa y la rareza de las buenas impregnaciones, no nos han permitido hacer de estos elementos un análisis satisfactorio.

El núcleo externo, así como los internos, hállanse cruzados por infinidad de haces de paso, nacidos los más en la región olfativa esfenoidal, y los internos en la amígdala y territorios limítrofes. Durante este trayecto intralenticular, muchas de estas fibras nerviosas emiten colaterales, cuyas ramificaciones contribuyen á complicar el plexo nervioso del núcleo lenticular.

Cuerpo estriado en los vertebrados inferiores. — Está representado por el *ganglio basal*, espesamento notable de la porción inferior de la vesícula cerebral anterior, del cual procede una vía robusta descendente, el *fascículo basal.*

Células del ganglio basal.—Muy numerosas en las aves, reptiles y peces, relativamente escasas en los batracios, han sido estudiadas, mediante el método de Golgi, por Van Gehuchten (1) en los teleósteos y urodelos; por Edinger (2) en los peces, aves y reptiles ; por mi hermano en

(1) *Van Gehuchten* : Le ganglion basal et la commissure habenulaire. Bruxelles, 1897. Véase también :

— Contribution à l'étude du système nerveux des Téleosteéns. *La Cellule*, 1893.

(2) *Edinger :* Neue Studien über das Vorderhirn der Reptilien, &, 1896, y todas sus monografías clásicas sobre el encéfalo de los peces, batracios y aves.

estas tres clases de vertebrados (1), y por Cl. Sala en las aves. Según mostramos en la fig. 665, A, tomada de un trabajo de mi hermano, afectan tales corpúsculos en los batracios y peces forma ovoidea, presentando un tallo radial protoplásmico más ó menos ascendente y resuelto en penacho dendrítico, y una expansión funcional descendente incorporada al fascículo basal (2).

En los reptiles, P. Ramón ha encontrado, además de este elemento de axon largo (que se presenta estrellado y muy voluminoso), una neurona asteriforme, de cilindro-eje corto, y un corpúsculo diminuto de expansiones radiadas y de significación indeterminada (fig. 656, P).

En fin, en las aves, conforme han reconocido dicho autor y Cl. Sala (3), la cantidad de los corpúsculos de axon corto aumenta notablemente, presentándose ya los dos tipos morfológicos propios del cerebro de los mamíferos (célula gigante y mediana).



Fig. 655. — Corte sagital semi-esquemático del encéfalo de la rana.—A, ganglio basal con sus células nerviosas y fibras sensitivas ó aferentes inferiores ; B, conexiones del fascículo basal con el entrecerebro ; D, fibras llegadas del cerebro medio (tomado de un trabajo de P. Ramón).

Entre las células, existe un plexo nervioso muy rico, continuado según reconocieron Gehuchten en los peces y P. Ramón en batracios y reptiles, con fibras sensitivas ó centrípetas ascendentes. El origen de tales conductores ascendentes, hay que buscarlo señaladamente, como observa mi hermano, en el núcleo anterior talámico (verosímilmente homólogo del foco sensitivo talámico de los mamíferos), y en los focos visuales del entrecerebro y cerebro medio (*cuerpo geniculado talámico* y *techo óptico*). Estas fibras forman la porción ascendente del fascículo basal.

Fascículo basal.—Homólogo de la vía piramidal humana en los peces, y de las dos vías reunidas, piramidal y centrífuga del cuerpo estriado en los batracios, reptiles y aves, este importante sistema ocupa primeramente la porción basilar ó infero-interna del cerebro, y atravesando sa-

(1) *P. Ramón :* Estructura del encéfalo del camaleón. *Rev. trim. microgr.*, 1896. — L'encephale des amphibiens. *Bibliogr. anat.*, nº 6, 1896.

(2) *P. Ramón :* Ganglio basal de los batracios y fascículo basal. *Rev. trim. microgr.* Tomo V, 1900.

(3) *Cl. Sala :* La corteza cerebral de las aves. Madrid, 1893.

gitalmente después los cerebros intermediario y medio, parece agotarse en la médula espinal.

Consta, según resulta de las investigaciones de Osborn (1), Edinger, Van Gehuchten y P. Ramón, de dos clases de conductores : *ascendentes ó sensitivos* ya mentados, y *descendentes ó motores*, nacidos en el ganglio basal. El paradero de estas fibras motrices es todavía incierto por la casi imposibilidad de seguirlas convenientemente en los cortes sagitales. En sentir de Van Gehuchten, terminaríanse, parte en el *infundibulum* (pe-

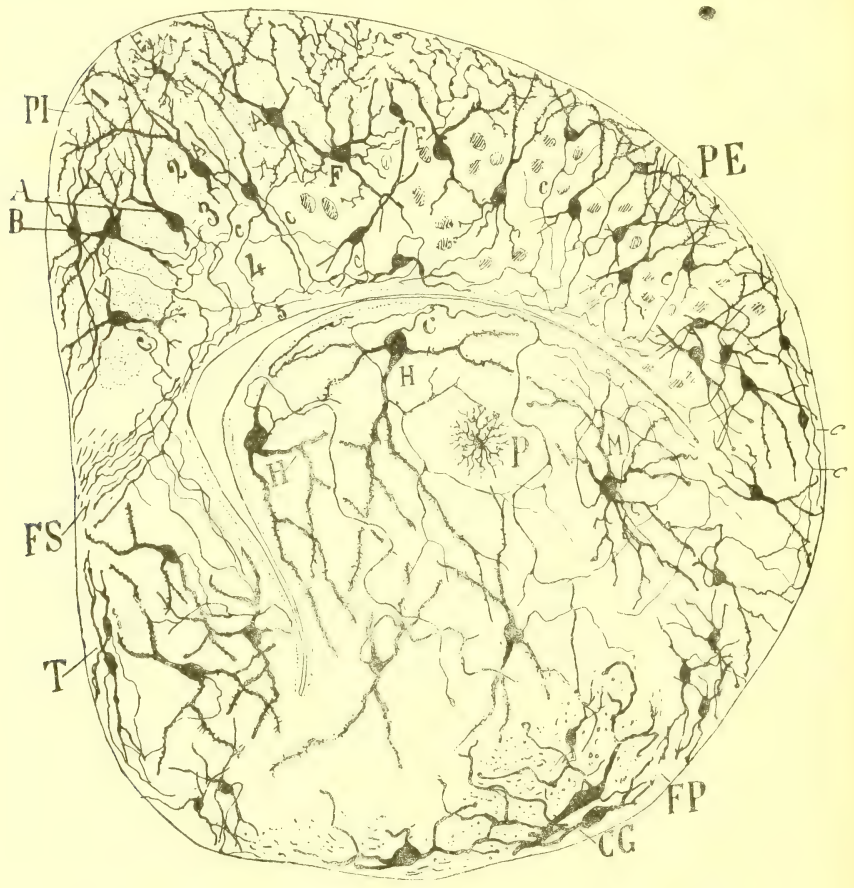


Fig. 656. — Corte frontal del cerebro anterior del camaleón.—A, B, región cortical del asta de Ammón ; H, P, M, elementos del ganglio basal ó cuerpo estriado primordial ; C, región del fascículo basal, cuyas fibras aparecen cortadas de través.

ces), parte en los focos inferiores y médula espinal (salamandra). Para Edinger, su estación final hallaríase en el entrecerebro, principalmente en el *núcleo redondo* del tálamo, del cual recibiría también el fascículo basal algunos tubos ascendentes.

P. Ramón (2), que ha estudiado atentamente este punto en los batra-

(1) *Osborn:* A contribution to the internal structure of the amphibian. Brain, 1888.
(2) *P. Ramón: Rev. trim. microgr.* Tomo V, 1900.

cios, distingue dichas fibras descendentes en *cortas* y *largas*; las *cortas* rematan, mediante arborizationes libres, en los focos anterior y redondo del tálamo y acaso también en los ganglios ópticos (cuerpo geniculado talámico y techo óptico); las *largas* llegan hasta la médula, emitiendo en su camino colaterales para los focos de origen de los nervios oculares. A estas fibras descendentes mezclaríanse también, en corto número en los batracios, más cuantiosamente en reptiles y aves, fibras motrices de origen cerebral: las del *fascículo septo-mesocefálico*, haz que representa la vía piramidal de los mamíferos.

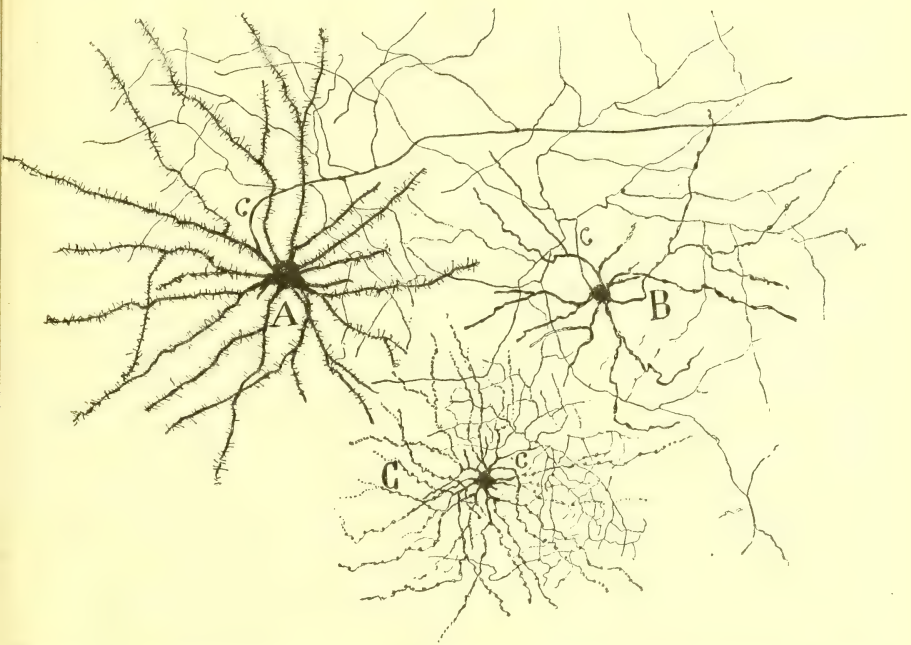


Fig. 657. — Células del ganglio basal ó cuerpo estriado de las aves (tomado de un trabajo de Cl. Sala). — A, célula de axon largo; B, elemento de axon corto; C, elemento nervioso enano.

En suma, según era de preveer, las vías motrices se complican al compás del desarrollo encefálico. En los peces, en que no hay corteza cerebral motriz, hallamos una sola categoría de tubos motores, los destinados á enlazar el ganglio basal con los núcleos centrífugos inferiores; mas en cuanto la corteza cerebral se diferencia, creándose dos focos motores superiores (el cortical y el estriado), y las vías descendentes se duplican, repartiéndose en cada una la complicada función del antiguo sistema cerebral centrífugo. A este fin se diferencian: el haz basal estriado centrífugo, y el cordón septo-mesocefálico, rudimento de la vía piramidal y del conjunto de las radiaciones de proyección de la corteza cerebral de los mamíferos.

CAPÍTULO XXXVII

PLAN GENERAL DE ESTRUCTURA DE LA CORTEZA CEREBRAL

Capas de la substancia gris de las circunvoluciones. Plexiforme, de las pequeñas pirámides, de las medianas y grandes pirámides, de los granos, de las pirámides grandes profundas, de las pirámides medianas profundas y de los corpúsculos fusiformes. — Substancia blanca y sus relaciones con la gris. — Conexiones de los corpúsculos cerebrales. — Apuntes históricos sobre la estructura cortical.

Como es notorio, la *vesícula anterior del cerebro* de los vertebrados, exceptuados los peces, posee una bóveda ó región cortical, separada del cuerpo estriado ó ganglio primordial á favor de una cavidad (ventrículo lateral), y en donde se han refugiado las más altas funciones del sistema nervioso. Según es de presumir, la extensión y complicación estructural de esta capa gris guarda íntima relación con la jerarquía psicológica de cada vertebrado. Así, en los batracios y reptiles, donde por primera vez hace su aparición, la corteza se reduce casi enteramente á la proyección central de las superficies sensoriales olfativas ; en las aves se agrega ya, según prueban las experiencias de Munk, una esfera visual al lado de la olfativa, y finalmente, en los mamíferos la corteza representa un conjunto de centros, cada uno de ellos enlazado con un sentido periférico. Hay, pues, territorios cerebrales visuales, acústicos, sensitivos, gustativos y olfativos, encargados respectivamente de recoger y transformar en sensación los impulsos aportados por las vías centrípetas nacidas en los sentidos correspondientes. Además de estas regiones sensoriales, existirían todavía, según Flechsig, en el hombre y mamíferos girencéfalos territorios corticales intercalares (centros de asociación), sin relación directa con los focos motores inferiores ni con los aparatos sensoriales, y cuyo oficio sería asociar y combinar de mil modos los resíduos sensoriales aportados de las esferas de sensación, elaborando procesos psíquicos complejísimos. Por donde se ve que, si la teoría de Flechsig es exacta, la corteza cerebral viene á ser una doble proyección de los sentidos ; *directa* ó *de primer orden*, realizada por las citadas esferas centrales de sensación ; *indirecta* ó de segundo orden, formada por los centros cerebrales á donde arriban las vías centrípetas originadas en las preceden-

tes. En otros términos : el cerebro sensorial representa en síntesis toda la superficie sensible del organismo ; el cerebro de asociación representa solamente al cerebro-sensorial. Este resulta ser, por tanto, síntesis de una síntesis y proyección de proyección.

Según es bien sabido, la corteza cerebral se compone de dos formaciones superpuestas : la *substancia gris*, capa blanda de color gris rosáceo, notablemente vascular, residente en la periferia inmediatamente por debajo de la *pía ;* y la *substancia blanca*, formación mucho más espesa, que ocupa todo el espacio existente entre la capa gris de una parte, y los ventrículos y cuerpo estriado de otra. Hecho de observación vulgar es también que la corteza gris se muestra lisa en los vertebrados inferiores y aun en los pequeños mamíferos (ratón, cavia, conejo, etc.), mientras que en los mamíferos de gran talla, y señaladamente en el mono y hombre, hállase plegada (*animales girencéfalos*), ofreciendo eminencias ó circunvoluciones y surcos ó anfractuosidades. Luego veremos que, lisa ó plegada, la corteza cerebral obedece en lo esencial á la misma fórmula de estructura.

Nuestro estudio de la corteza comprenderá cinco partes : en la primera trataremos de la construcción de la corteza cerebral humana y de los animales girencéfalos, en abstracto, es decir, sin referencia á territorio determinado ; en la segunda expondremos la corteza regional, ó sean las diversas provincias cerebrales poseedoras de rasgos estructurales propios ; en la tercera analizaremos dicho centro en los pequeños mamíferos y vertebrados inferiores ; en la cuarta daremos algunas noticias de la histogénesis cortical, y en la última tendrán su lugar aquellas inducciones fisio-psicológicas que más naturalmente se desprendan del conjunto de los datos estructurales dinámicos, anatomo-patológicos, ontogénicos y filogénicos, relativas al cerebro. Este último capítulo formará, en cuanto la escasez de los datos objetivos lo consienta, un ensayo de teoría del cerebro.

PLAN ESTRUCTURAL DE LA CORTEZA CEREBRAL

Capas de la corteza. — La substancia gris de las circunvoluciones no es homogénea. Aun á la simple vista muestra indicios de estratificación, sobre todo en las regiones occipitales donde resalta una raya blanca intermediaria (*raya de Gennary ó de Vicq d'Azyr*) ; mas el número y composición de tales estratos sólo pueden determinarse con el microscopio y sobre preparaciones coloreadas en carmín, hematoxilina y anilinas básicas.

Prescindiendo de diferencias regionales que más adelante se expondrán, pueden diferenciarse en el cerebro humano y en los animales gi-

rencéfalos (mono, perro, gato, etc.), siete capas concéntricas, á saber:

1.ª *Capa plexiforme (zona pobre en células* de Meynert, *molecular* de muchos autores, etc.).

2.ª *Capa de las pequeñas pirámides.*

3.ª *Capa de las medianas y grandes pirámides externas.*

4.ª *Capa de las pirámides enanas* y *corpúsculos estrellados* (granos de los autores).

5.ª *Capa de las pirámides grandes profundas.*

6.ª *Capa de las pirámides medianas profundas.*

7.ª *Capa de las células triangulares y fusiformes.*

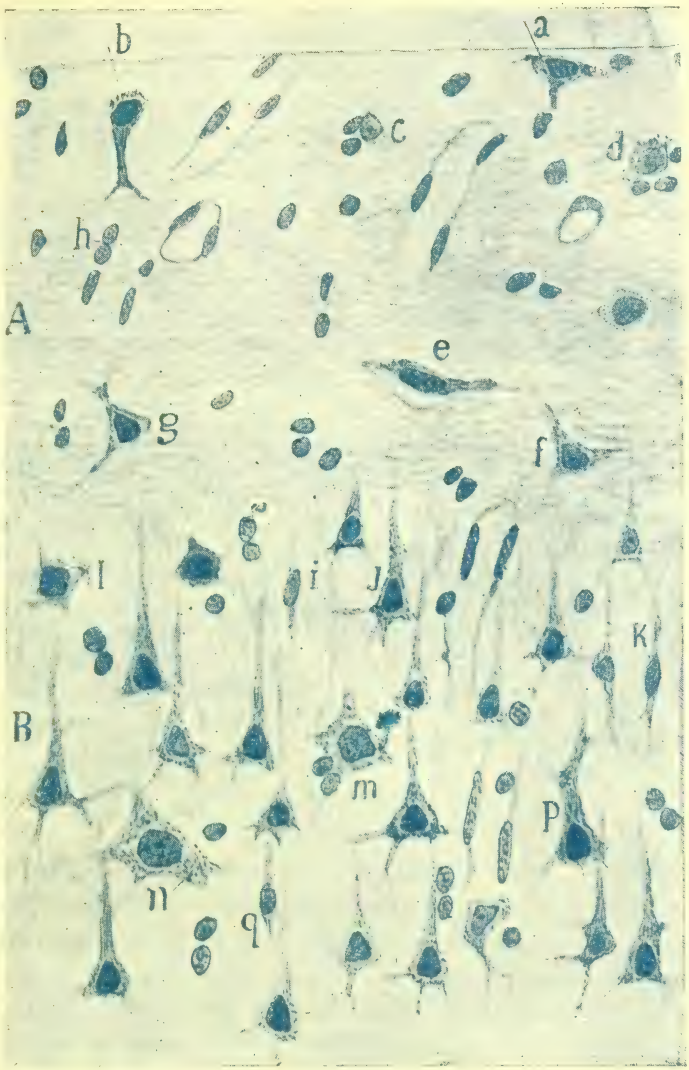


Fig. 658. — Corte de la circunvolución parietal ascendente del hombre. Método de Nissl. — 1, zona plexiforme ; 2, zona de las pequeñas pirámides ; 3 y 4, zona de las medianas y grandes pirámides externas ; 5, zona de las pirámides enanas ó granos ; 6, capa de las pirámides grandes profundas ; 7, capa de las pirámides medianas profundas ; 8, capa de las células fusiformes.

1.° **Capa plexiforme.**— De apariencia finamente granulosa en los preparados al carmín y netamente plexiforme en los cortes de Ehrlich ó de Golgi, esta zona, no muy rica en neuronas autóctonas, representa principalmente el territorio de conexión y contacto de dos órdenes de factores exógenos : los penachos dendríticos terminales de las células piramidales, y las arborizaciones ascendentes de numerosos elementos de axon corto yacentes en diversos pisos corticales. Como paraje de articulación interneuronal recuerda por completo los estratos plexiformes de la retina y el molecular del cerebelo (fig. 658, 1).

En la fig. 659, A, mostramos el aspecto de esta capa, así como de la siguiente en un preparado de Nissl. Adviértese su pobreza en células nerviosas, hace tiempo notada por Meynert y la relativá abundancia de núcleos de neuroglia. Este predominio de la trama de sostén condujo á Golgi á suponer erróneamente que en la zona primera habitan exclusivamente elementos radiados de neuroglia, íntimamente enlazados con los vasos. Pero como demos-

tramos nosotros hace tiempo (1), las neuronas son absolutamente constantes, perteneciendo á varios tipos del género de axon corto.



Eig. 659 — Células de las zonas primera y segunda de la circunvolución central anterior. Método de Nissl. Objetivo 1'30 Zeiss. — A, zona plexiforme ; B, zona de las pequeñas pirámides ; *a*, *b*, células piriformes ó triangulares marginales ; *c*, *d*, pequeños elementos de axon corto ; *e*, *f*, *g*, células horizontales ; *h*, corpúsculos neuróglicos ; *i*, *q*, *k*, células fusiformes ó bipenachadas ; *m*, *n*, *l*, células gruesas de axon corto ; *p*, pirámides genuínas. (En la capa molecular se han reunido las células nerviosas visibles en un área tres veces mayor).

(1) *S. R. Cajal*: Sobre la existencia de células nerviosas especiales en la primera capa de las circunvoluciones cerebrales. *Gaz. méd. catalana*, 15 Diciembre de 1890. — Textura de las circunvoluciones cerebrales de los mamíferos inferiores. Nota preventiva. 30 Nov., 1890. Barcelona.

El análisis de esta zona cerebral por los métodos de Ehrlich, Golgi y Weigert, permite distinguir en ella los siguientes factores de construcción: 1.°, *células pequeñas y medianas de axon corto;* 2.°, *células horizontales grandes*, provistas de axon semilargo tangencial; 3.°, *penachos dendríticos terminales* de pirámides y otros elementos de las zonas subyacentes; 4.°, *arborizaciones nerviosas ascendentes* de corpúsculos de axon semilargo, residentes también en estratos más profundos; 5.°, *células de Deiters ó de neuroglia.*

Células de axon corto de la capa plexiforme. — Descritas primeramente por nosotros en la corteza del conejo y rata (1), confirmadas después con ayuda del azul de metileno en la del gato adulto, no han sido objeto estas células de comprobación especial en los últimos años. Así Retzius no las figura en sus trabajos clásicos relativos á las células especiales de la zona plexiforme del hombre, Kölliker no parece haber-

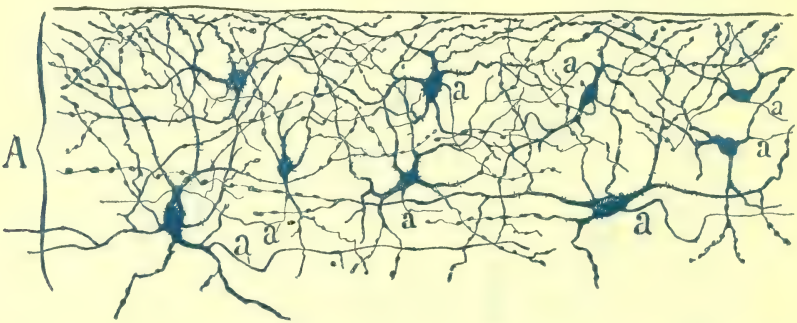


Fig. 660.— Células de axon corto de la zona plexiforme del cerebro del gato adulto. Método de Ehrlich-Bethe.—*a*, axones.

las visto tampoco, y Schaffer (2) y Bevan Lewis, que creen haberlas impregnado por el método de Golgi, las refieren, no á la capa molecular, sino á la porción externa de la segunda ó de pirámides pequeñas, zona que estos autores designan con el nombre de *capa de los copúsculos polimorfos superficiales* (Schaffer) ó de las *células poligonales* (Bevan Lewis). En realidad, ni Schaffer ni Bevan han visto nuestras células poligonales de la zona plexiforme, y nos ratificamos tanto más en este juicio, cuanto que al hablar dichos sabios de la arborización del axon corto de tales elementos, suponen que la mayor parte de las ramas de la misma no se extiende por la zona primera, como nosotros afirmábamos, sino por la capa segunda ó de las pequeñas pirámides.

Como puede verse en la figura 660, que tomamos de uno de los trabajos

(1) *S. R. Cajal:* Las células de cilindro-eje corto de la capa molecular del cerebro. *Rev. trim. microgr*, tomo II, 1897.

(2) *K. Schaffer:* Zur feineren Structur des Hirnrinde uber die funktionnelle Bedeutung der Nervenzellenfortsätze. *Arch. f. mik. Anat.* Bd. 48, 1897.

aludidos, el azul de metileno revela en la zona plexiforme del gato una cantidad considerable de células de axon corto. Estas células, tanto más gruesas cuanto más profundas, habitan en todo el espesor de dicha capa, afectan figura poligonal, triangular ú ovoidea, y están provistas de numerosas dendritas radiadas, en su mayoría ascendentes. Como ocurre en todas las preparaciones de Ehrlich, las ramificaciones últimas de tales expansiones aparecen fuertemente varicosas, concentrándose especialmente en la mitad superficial del estrato.

El estudio del axon debe hacerse en los preparados de Golgi. Según mostramos en la fig. 661 tomada del gato de pocos días, esta expansión, cuya dirección es varia, aunque domina la tangencial, después de un curso variable y de trazar alguna revuelta, se resuelve en una arborización libre que no traspasa los confines del estrato primero. Bajo el aspecto de la longitud del axon y robustez de la célula, cabe distinguir en el gato, perro y conejo dos variedades celulares : elementos pequeños, globulares y estrellados de axon corto, prontamente ramificados (fig. 661, A, B) ; elementos más grandes, fusiformes ó triangulares, de ordinario yacentes en el tercio inferior del estrato, y cuyo axon robusto y horizontal engendra una extensa arborización.

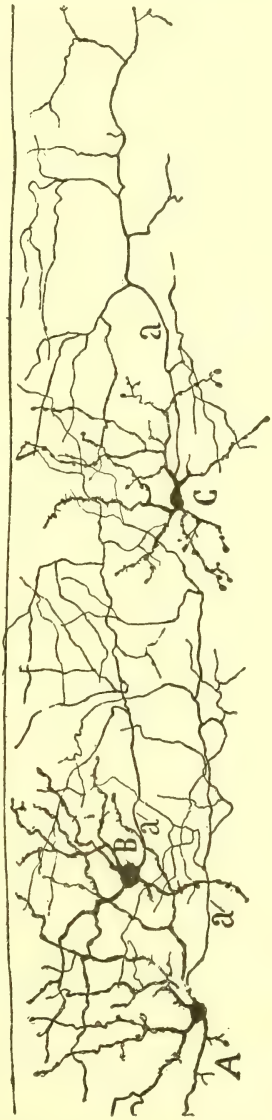


Fig. 661. — Células de axon corto de la corteza cerebral del gato de pcos días. — A, B, tipos de talla mediana ; C, elementos pequeños.

En el hombre, no sólo existen las células referidas, sino que presentan, según era de presumir, gran variedad de tipos morfológicos. Atendiendo al volumen del soma y extensión de la arborización nerviosa terminal, diferéncianse las categorías siguientes :

a) **Tipo mediano ó de grosor regular** (fig. 663, A, B). — Es éste, sin disputa uno de los corpúsculos más abundantes de la zona primera, en la que prefiere el centro y piso profundo. Sus dendritas son en gran parte ascendentes y el axon, casi siempre horizontal, se distribuye á no mucha distancia del yacimiento del soma.

b) **Tipo grueso.**—Además de su excepcional tamaño, caracterízanse estos corpúsculos por la robustez y longitud de sus dendritas, algunas de las cuales son descendentes y bajan á través de la zona de pequeñas pirámides, terminándose en ella ó en los límites de la tercera (fig. 662, B). El axon es robusto, corre resueltamente horizontal, emitiendo algunas colaterales y terminándose de un modo desconocido. Es probable que estos elementos correspondan á los gruesos elementos de axon horizontal antes citados del cerebro del gato y perro.

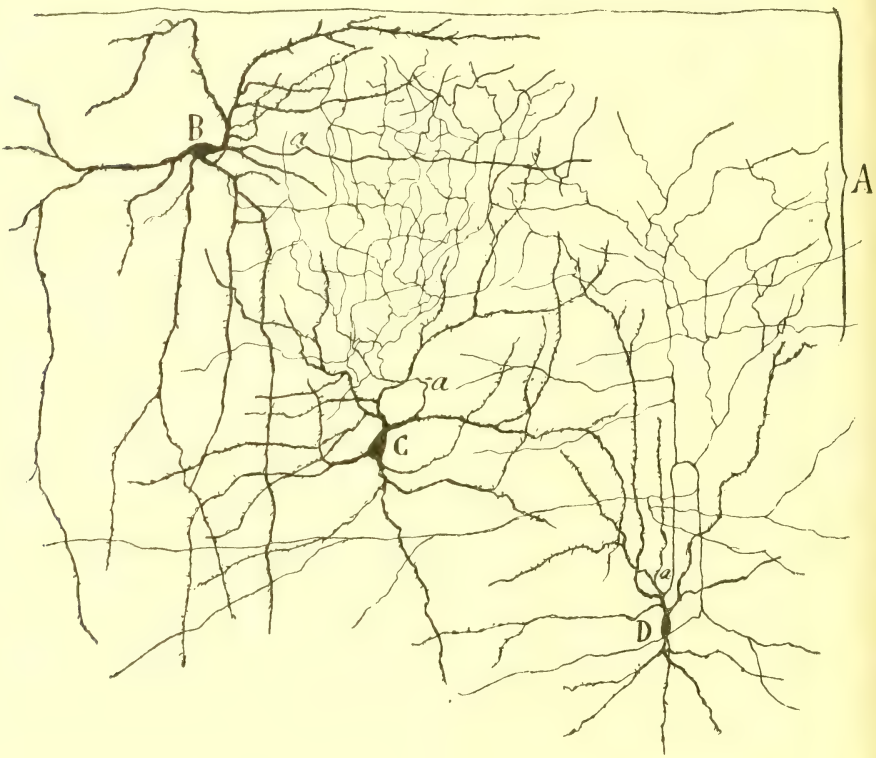


Fig. 662. — Tipos celulares voluminosos de axon corto de la circunvolucion central anterior (niño de veinticinco días). — A, zona plexiforme ; B, corpúsculo gigante de esta zona ; C, célula gruesa de axon ascendente; D, célula cuyo axon se distribuía en las zonas primera y segunda.

c) **Tipo diminuto.**—Caracterízase, además de su pequeñez, por su figura ovoidea ó piriforme y por exhibir un axon finísimo, arborizado en las inmediaciones de la célula (fig. 663, C). Alguno de estos elementos afectan en el niño de quince á veinte días disposición muy embrionaria, yaciendo cerca de la pía y presentando un tallo dividido en ramillas cortas, entre las cuales no es posible distinguir claramente un axon (fig. 633, D, E).

d) **Tipo neurogliforme.** — Semejante á los corpúsculos enanos ya-

centes en zonas más profundas, y de quienes más adelante nos ocuparemos, este elemento habita de preferencia en la mitad inferior de la zona primera, y se distingue bien de los otros en lo apretado y complicadísimo de la delicada arborización terminal.

Células horizontales. — Nuestros estudios ya antiguos sobre la corteza cerebral de los pequeños mamíferos (1), nos permitieron observar una especie singular de célula nerviosa voluminosa, de figura en huso ó triangular, y caracterizada por la lisura, horizontalidad y longitud enorme de las expansiones polares, así como por la circunstancia de que, varias de las ramas finas brotadas de los tallos, muestran aspecto de cilindros-ejes (figura 665). En el conejo especialmente, hay elementos á quienes, teniendo exclusivamente en cuenta el criterio morfológico (longitud, lisura, delgadez del axon, ramificación en ángulo recto, etc.), podrían atribuirse dos ó tres prolongaciones funcionales. Pero los estudios efectuados con el azul de metileno en el cerebro del gato (2), las observaciones de Retzius (3) en el feto humano y de Veratti (4) en el conejo, y los nuevos trabajos emprendidos por nosotros sobre la anatomía cerebral del niño recién nacido (5), nos han persuadido de que entre las prolongaciones polares ó colaterales de los tallos sólo una merece ser estimada como axon. Es ésta una fibra relativamente espesa, bastante más robusta que algunas ramas dendríticas, de curso horizontal prolongadísimo (tanto que no es posible ver su fin en un corte por extenso que sea), y de la cual parten en ángulo recto ú obtuso colaterales en gran parte ascendentes y exclusivamente terminadas en la zona primera. Las células que nos ocupan son poco numerosas en los mamíferos (conejo, gato), y ocupan diversos planos de la capa plexiforme, de preferencia el limbo inferior próximo á la zona de las pequeñas pirámides.

Por lo demás, el carácter dendrítico de las expansiones polares largas se hace patente, mediante el método de Ehrlich, en el cerebro del gato. Como se ve en la fig. 664, A, tales prolongaciones, lisas y sin espinas durante su trayecto inicial y antes de las principales dicotomías, se tornan

(1) *S. R. Cajal*: Sobre la existencia de células nerviosas especiales en la primera capa de las circunvoluciones cerebrales. *Gaceta Médica Catalana*, 15 de diciembre de 1890.

— Véase también: Structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. *La Cellule*, vol. VII, 1891.

(2) *S. R. Cajal*: Las células de cilindro-eje corto de la capa molecular del cerebro. *Rev. trim. microgr.* Tomo II, 1897.

(3) *Retzius:* Die Cajal'sche Zellen der Grosshirnrinde beim Menschen und bei Saugethieren. *Biol. Unter.* N. F. Bd. V, 1893.

— Véase también: *Biol. Unter.* N. F. Bd. VI, 1894.

(4) *Veratti:* Ueber einige Structureigenthumlichenkeiten der Hirnrinde bei den Saugethieren. *Anat. Anzeiger*, n° 14, abril 1897.

(5) Véanse los tomos IV, V y VI de la *Revista trimestral*, años 1899, 1900, 1901.

fuertemente varicosas en sus últimas ramificaciones, varicosidades que no se presentan nunca en el axon. Añadamos aún, que los preparados de Weigert-Pal revelan en la capa primera la existencia de gruesos tubos nerviosos tangenciales no continuados con fibras de Martinotti, y los cuales corresponden verosímilmente, conforme hicimos ver en nuestro primer trabajo sobre la corteza, al espeso cilindro-eje de los elementos horizontales (1).

Las células horizontales del hombre son mucho más abundantes y robustas que en los animales, mereciendo una descripción particular. En ellas debemos distinguir dos estados : la forma fetal y la adulta ó definitiva.



Fig. 663.—Varias especies de corpúsculos de axon corto de la zona plexiforme. Circunvolución frontal ascendente del niño de un mes.—A, B, tipos de mediana talla; C, tipo diminuto ; D, E, corpúsculos de axon corto rudimentarios ; F, fibras tangenciales ó axones de corpúsculos horizontales.

Forma fetal.—La extraña morfología de estas células en el feto humano, primeramente observada por Retzius (2), muéstrase en la fig. 665, A, B, C. Nótese que existen diversos tipos morfológicos (fusiforme, triangular, estrellado y piriforme), en todos los cuales se reconoce una ó varias gruesas dendritas radiales, terminadas bajo la pía, dos ó más robustas y larguísimas ramas polares que marchan horizontalmente trazando breves arquitos correspondientes á los intervalos de ramificación, y una infinidad de colaterales ascendentes nacidas en ángulo recto al nivel de una varicosidad de las expansiones precedentes, y acabadas constantemente bajo la pía á favor de una esfera terminal.

(1) *S. R. Cajal : La Cellule*, vol. VII, 1891.

(2) *G. Retzius :* Die Cajal'sche Zellen des Grosshirnrinde beim Menschen, &. *Biol. Unter.* Bd. V, 1863.

Como cada célula suministra de ordinario un gran número de ramas horizontales (*fibras tangenciales* de Retzius), la abundancia de éstas en las buenas impregnaciones es considerable, engendrando en los varios



Fig. 664. — Corte horizontal de la capa plexiforme del gato adulto. Método de Ehrlich. — A, célula horizontal ó especial de la corteza ; B, C, D, elementos voluminosos de axon corto ; G, F, células de axon corto ramificado á corta distancia ; *a*, axon de un corpúsculo horizontal ; *b*, otros axones probablemente de igual naturaleza ; *c*, bifurcación de estas fibras.

pisos de la capa plexiforme un sistema importante de conductores paralelos tan sumamente largos que, por lo común, no cabe sorprender su

término (fig. 665). Entre ellos marchan confundidos los axones de las células horizontales cuyo parecido con las dendritas polares es tal, que resulta imposible distinguirlos de éstas. También en los pequeños mamíferos recién nacidos aparecen estas particularidades, singularmente las largas dendritas horizontales varicosas y paralelas; pero el escaso número de células susceptibles de ser impregnadas, hace muy difícil y eventual su observación.

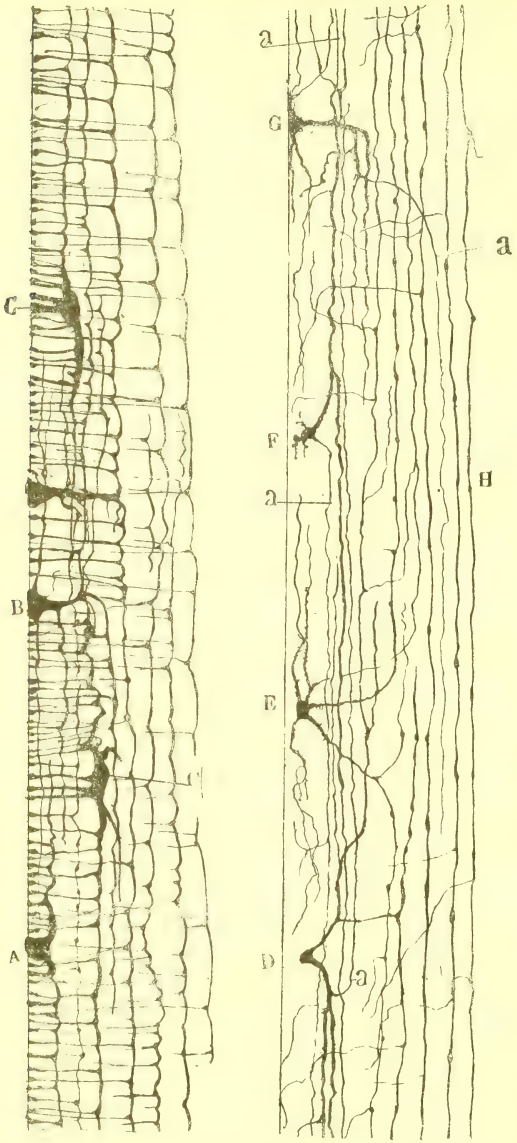


Fig. 665.—Células de la zona primera ó plexiforme. — A, B, C, corpúsculos horizontales de la corteza visual del niño recién nacido ó de feto próximo al nacimiento; D, E, F, G, células de la corteza visual del niño de veinte días; H, fibras horizontales ó tangenciales de células horizontales yacentes á gran distancia dentro de la misma zona primera; *a*, expansiones finas con apariencia morfológica de axones.

Células horizontales adultas. — Retzius, que confirmó en el feto humano las citadas células horizontales y detalló primeramente sus singulares rasgos ontogénicos, no ha logrado impregnarlas después del nacimiento. Le ha sido, pues, imposible fijar su forma definitiva, si bien da por verosímil que no sufre grandes mudanzas en su desarrollo ulterior. Pero las observaciones que nosotros hemos conseguido hacer en los veinticinco y treinta días después del nacimiento, nos permiten afirmar: 1.°, que la mayoría de las colaterales ascendentes de las ramas tangenciales descritas por Retzius, son disposiciones embrionarias destinadas á atrofiarse en los días siguientes al nacimiento, desapareciendo al mes ó dos meses,

menos tal cual ramilla que ulteriormente cambiará de dirección arborizándose en la capa primera; 2.°, que las larguísimas expansiones polares horizontales se conservan indefinidamente, constituyendo en todo el espesor de la capa plexiforme un sistema de fibras horizontales provistas de escasas y finas ramillas diseminadas por los pisos de la misma; 3.°, que una de estas ramas horizontales, de ordinario gruesa, representa el axon, caracterizándose por adquirir cubierta medular, caminar horizontalmente durante enormes trayectos y suministrar de trecho en trecho colaterales arborizadas en torno de los corpúsculos de axon corto de la primera capa cerebral.

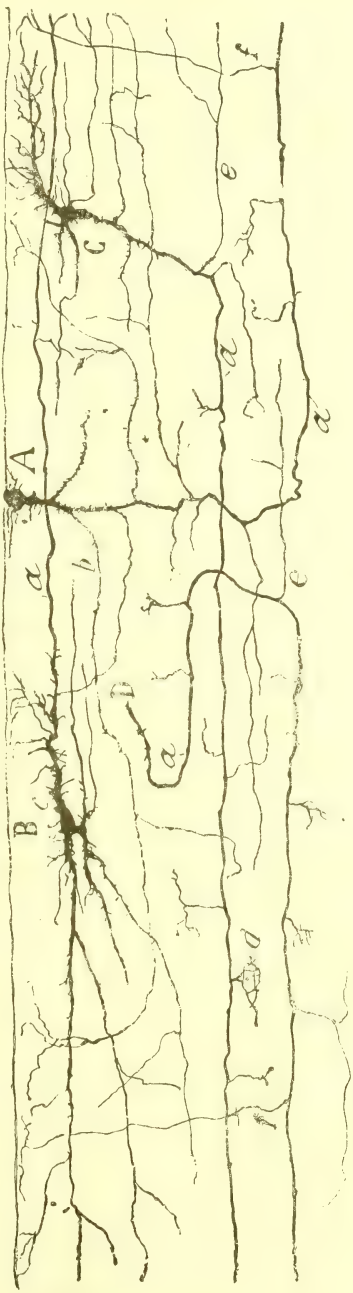


Fig. 666.—Algunas células horizontales de la capa primera del cerebro motor (circunvolución central anterior) del niño de más de un mes.—A, célula marginal ó piriforme; B, célula bipolar; C, célula triangular; D, axon de una célula no impregnada; *e*, colaterales iniciales gruesas; *d*, ramas terminales en ramificaciones cortas y varicosas; *b*, dendritas tangenciales ó largas; *c*, dendritas cortas.

Los detalles relativos á la morfología de estas células, tal como se presentan en el niño de mes ó mes y medio (en el adulto no hemos podido teñirlas hasta hoy), aparecen reproducidos en las figs. 665 y 666, donde se reconocen varios tipos morfológicos ya mencionados por Retzius.

El *tipo monopolar* ó limitante, se observa ya en los preparados de Nissl del cerebro adulto (fig. 659, *a*, *b*). En los de Golgi exhibe: un soma triangular ó piriforme, del que arrancan algunas dendritas cortas, las más altas de las cuales se dilatan horizontalmente en el límite externo de la zona plexiforme; un tallo descendente espeso, cubierto de algunas dendritas breves, de no pocas espinas, y del cual brotan algunas prolongaciones largas arciformes (dendritas largas ó fibras tangenciales de Retzius) ú horizontales terminadas libremente en distin-

tos planos de la zona primera ; y un axon muy robusto, prolongación del tallo vertical, y casi siempre instalado en el tercio inferior de la zona plexiforme (figs. 665, B, G y 666, A).

El *tipo bipolar*, muestra también un soma á menudo cubierto de cortas dendritas, una espesa expansión polar de que emanan muchas dendritas horizontales breves y largas, y una larguísima expansión nacida del polo opuesto y con todos los atributos del axon (fig. 666, B).

El *tipo estrellado y triangular* es el que afecta más variantes morfológicas. Del soma nacen tres ó más tallos, bien pronto resueltos en muchas dendritas horizontales cortas y largas, algunas de las cuales poseen curso arciforme y se ramifican y terminan en la frontera externa de la zona que estudiamos. La complicación de sus fibras horizontales hace difícil reconocer el axon ; con todo, en algunos casos hemos podido sorprenderlo, habiendo notado que dimana de alguna de las gruesas expansiones descendentes, tornándose horizontal y recorriendo enormes distancias (figs. 666, C y 665, E).

Sobre las colaterales de los axones presentamos también en la figura 666, *d*, *e*, algunos detalles. Nótase, desde luego, que en algunos axones son estas ramas muy raras, brotando á intervalos de una décima de milímetro ó más. En otros, abundan más, como se ve en la fig. 666, *d*, ofreciendo dos clases de ramas : ramillas breves, acabadas mediante una bifurcación en ramúsculos cortos espesados, ó por una pequeña cesta al parecer pericelular ; y colaterales largas, nacidas ya en ángulo recto, ya en ángulo agudo, las cuales suben ó bajan, marchando horizontales por planos distintos de la zona plexiforme y ramificándose repetidas veces, sin que hayamos podido precisar su terminación. Entre las colaterales, son muy dignas de mención las nacidas del recodo inicial del axon (fig. 666, *e*), las cuales afectan á veces tal robustez, que parecen representar ramas de bifurcación de éste. Estos gruesos ramos siguen casi siempre dirección contraria al cilindro-eje. En fin, algunos axones gruesos, muestran también colaterales descendentes largas (fig. 674, G), que penetran en la frontera de la zona segunda y se ramifican entre las pirámides más superficiales.

Los axones de las células horizontales no descienden nunca á las capas subyacentes, siendo de suponer que terminen en la zona primera, aunque hasta hoy no hemos logrado sorprender esta terminación. Ocupan estas fibras los diversos planos de la zona plexiforme ; pero las más robustas parecen concentrarse en el tercio medio, particularidad que conviene con el hecho bien conocido de ser esta parte de la zona primera la que exhibe en los preparados de Weigert-Pal los tubos medulados más espesos.

Penachos terminales de las pirámides.—Ya Golgi y Martinotti vieron llegar á la zona plexiforme del cerebro los tallos de algunas pirámides, y aun reprodujeron en las láminas adjuntas á sus trabajos alguna

ramificación de los mismos ; pero sólo nosotros (1) en los mamíferos, y Retzius (2) en el hombre, demostramos la verdadera disposición de la porción terminal del tallo. Este tallo no acaba por ramas verticales puntiagudas, enlazadas con vasos ó con neuroglia, según pensaba Golgi, sino que, al asaltar la zona plexiforme y á veces antes, se descompone en un penacho de dendritas que, separándose desde luego en ángulos agudos, no tardan en hacerse más ó menos horizontales, caminando á veces durante largos trayectos por los diversos planos de la zona referida. El contorno de estas ramas, así como el tallo de donde brotan, está erizado, según demostramos nosotros primeramente con el cromato de plata y después con el azul de metileno, de apéndices colaterales simples ó bifurcados. Más adelante, al tratar de las pirámides, nos ocuparemos de las variantes de disposición de estos penachos.

Fibras nerviosas ascendentes ramificadas en la zona primera. — En todas las capas subyacentes á la primera, yacen neuronas cuyo axon en vez de dirigirse hacia la substancia blanca marchan hacia la zona plexiforme, en donde bifurcándose ó doblándose, constituyen largas y ramificadas fibras horizontales. De estos conductores que hemos designado fibras de Martinotti, trataremos más adelante al describir sus células de origen.

Células de neuroglia.—De ellas nos ocuparemos al terminar el estudio de la corteza.

2.° **Capa segunda ó de las pequeñas pirámides.**—Esta zona llamada también *capa de las células polimorfas superficiales* por Schaffer y Schlap, es una de las mejor limitadas de la corteza, distinguiéndose por la pequeñez y apretamiento de los elementos que la pueblan. Cuatro categorías de elementos se encierran en ella: las pirámides pequeñas, los corpúsculos grandes de axon corto, los elementos diminutos de esta misma especie y las células de Martinotti ó de axon terminado en la zona plexiforme.

Pequeñas pirámides ó células de axon largo.—Son corpúsculos de sección longitudinal triangular, ya vistos y descritos hace tiempo por Meynert, que les dió el nombre que llevan. En realidad, según acreditan los preparados de Golgi, no son pirámides sino más bien conos, con una base inferior en donde parte el axon y un vértice superior prolongado en larga expansión radial. Estudiadas estas células en los cortes del método de Nissl (fig. 659, *p*), revelan un soma obscurecido por la presencia de finos

(1) *S. R. Cajal*: Textura de las circunvoluciones cerebrales de los mamíferos inferiores. Nota preventiva, 30 noviembre 1890.

— Véase también : *Gaceta Médica Catalana*, 15 diciembre 1890.

(2) *G. Retzius :* Ueber den Bau der Oberflachenschicht der Grosshirnrinde beim Menschen und bein den Saugethieren. *Biologiska Föreningens Forhandlingar.* Bd. III. Jan. Mars., 1891.

grumos cromáticos, y un núcleo ovoideo ó triangular provisto de uno ó de varios nucleolos. Entre los grumos protoplásmicos se diseña apenas el armazón filamentoso (método del nitrato de plata) algo más apreciable en el origen de la expansión radial (hombre, gato y perro).

En las figs. 667 y 668, que reproducen pirámides del cerebro humano, puede estudiarse la morfología y conexiones de estos elementos, en los cuales aparecen tres órdenes de expansiones: las dendríticas basilares, el tallo radial, las colaterales de éste y el cilindro-eje.

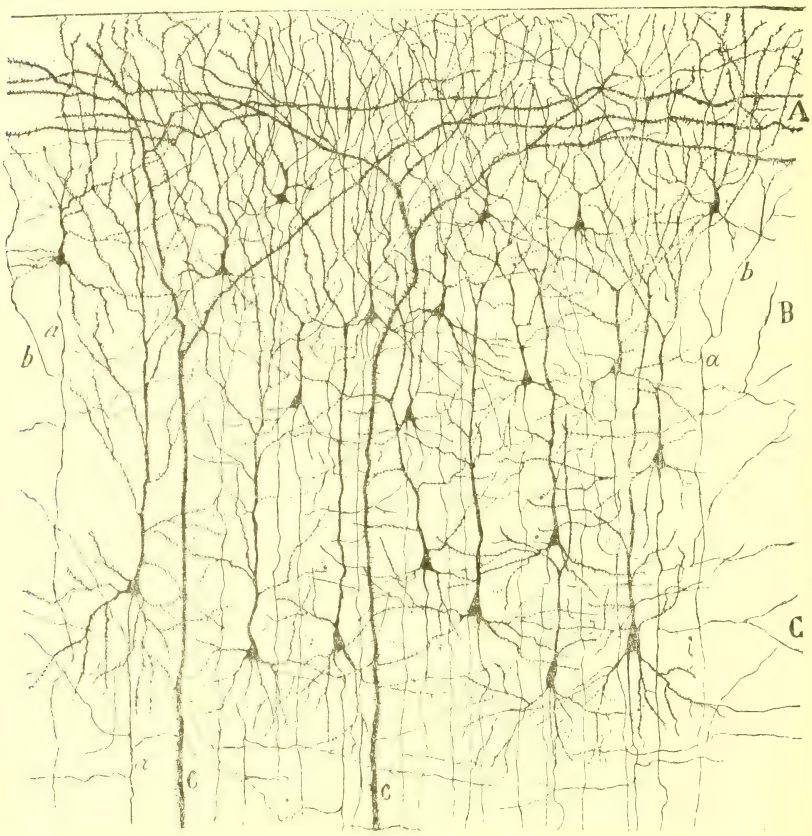


Fig. 667. — Capa plexiforme y de las pequeñas y medianas pirámides de la corteza visual del niño de pocos días. — A, zona plexiforme ; B, zona de las pequeñas pirámides ; C, comienzo de la capa tercera.

Las *expansiones basilares*, en número de tres ó más, son robustas, descienden oblícuamente dicotomizándose repetidas veces, y se terminan por cabos delgados dentro del estrato que nos ocupa. El *tallo radial*, largo y robusto, nace del vértice del soma, y después de cruzar toda la capa segunda, aborda la plexiforme, en cuyo espesor genera un penacho de tres, cuatro ó más ramas horizontales repetidamente divididas. No es raro verlo dicotomizado prematuramente, es decir, cerca de su arranque.

Naturalmente, los elementos fronterizos de la capa plexiforme poseen un tallo cortísimo ó carecen de él, brotando el penacho de dendritas del ángulo superior del soma, disposición que aparece más frecuentemente en los animales (gato, conejo, ratón) que en el hombre. Del curso del tallo radial, así como del contorno del soma, brotan por lo común en ángulo agudo algunas dendritas que, ascendiendo oblícuamente, se pierden ramificándose en distintos pisos de la zona segunda. En fin, para ser completos, consignemos que todas las dendritas (á excepción del soma y origen del tallo radial) se muestran cubiertas, según reconocimos nosotros hace tiempo, de infinidad de delicados apéndices espinosos, comprobables tanto en los preparados de Golgi como en los de Ehrlich (fig. 668).

El axon de las pequeñas pirámides, ya visto por Golgi, es fino, procede del soma ó del origen de una gruesa dendrita, mediante un cono inicial muy prolongado, desciende después á través de las zonas inmediatas é ingresa en los haces radiados, en los cuales la enorme distancia del recorrido impide en el hombre sorprender su arribo á la substancia blanca; en cambio, en aquellos animales, como el ratón y rata, en que la corteza gris alcanza poco espesor, no es empresa difícil sorprender la



Fig. 668. — Conjunto de las arborizaciones de una célula piramidal del cerebro del ratón.— *a*, expansiones basilares ; *b*, tallo radial ; *p*, penacho terminal , *c*, colaterales del axon ; *e*, porción inferior de éste exento de colaterales ; *b*, substancia blanca.

continuación de dichos axones con tubos medulados de la referida substancia (fig. 668, *b*).

Del curso de estos axones nacen, al nivel de la zona segunda y aun tercera, tres, cuatro ó más delicadísimas colaterales, las cuales exigen, para ser bien vistas en el hombre, el empleo del apocromático 1'30 Zeiss. Tales colaterales, que en los animales son más robustas, así como las células de que emanan, se dividen varias veces, y las ramas resultantes marchan horizontal ú oblícuamente por el espesor de la zona que estudiamos, recorriendo largos trayectos. En el niño recién nacido no han adquirido todavía estas colaterales todo su desarrollo, y aún parece faltar en algunas células, circunstancia que explica bien el que Kölliker no haya logrado encontrarlas. En efecto, este sabio ha efectuado sus observaciones, según acredita la fig. 726 de su libro (1), en cerebros demasiado embrionarios, en una época durante la cual los axones se muestran todavía desnudos de ramas. Nosotros hemos hallado ya colaterales en el cerebro del niño de ocho días; pero sólo en el de un mes ó mes y medio cabe sorprender las divisiones y subdivisiones de las mismas, las cuales no siempre es dable perseguir, por su extrema longitud, hasta su terminación. Algunas pocas colaterales partidas del axon de las pirámides fronterizas describen curso recurrente, y envían sus ramillas al límite externo de la zona segunda, y aun al espesor mismo de la primera. C. Schaffer (2) ha dado una exagerada importancia teórica á esta recurrencia que, por lo demás, no es disposición constante.

Células de axon corto.—Los preparados de Nissl muestran entremezclados con pirámides numerosos elementos poligonales ú ovoideos, de protoplasma pálido, exentos de tallo radial, que corresponden evidentemente á los corpúsculos de axon corto revelados por el cromato de plata (figura 659, *c*, *d*). A pesar de la abundancia de estos elementos, que se concentran especialmente en la frontera de la zona plexiforme, no se justifica el nombre de *capa de corpúsculos polimorfos* con que Schaffer designa el estrato segundo, pues en realidad domina constantemente, tanto en el hombre como en los mamíferos, el tipo piramidal ó celular de axon largo.

El análisis de estas células sólo es factible en los buenos preparados de Golgi del cerebro humano, en donde hemos logrado diferenciar los siguientes tipos :

a) **Célula estrellada voluminosa.**—Correspondiente al corpúsculo de axon corto señalado en la corteza cerebral por Golgi (3), Mondi-

(1) *A. Kölliker* : Handbuch der Gewebelehre, &., 6 Aufl. Bd. II, pág. 644 y siguientes.

(2) *C. Schaffer* : *Loc. cit.*

(3) *Golgi*: Sulla fina Anatomia degli organi centrali del sistema nervoso. Pavía, 1886.

no (1) y Martinotti (2), este tipo exhibe un contorno poligonal y dendritas divergentes varicosas y varias veces dicotomizadas. El axon, que traza á menudo un arco por encima ó debajo de la célula, se resuelve en una arborización terminal laxa, de largas ramillas en gran parte verticales y horizontales. Por la extensión y dirección de la ramificación termi-

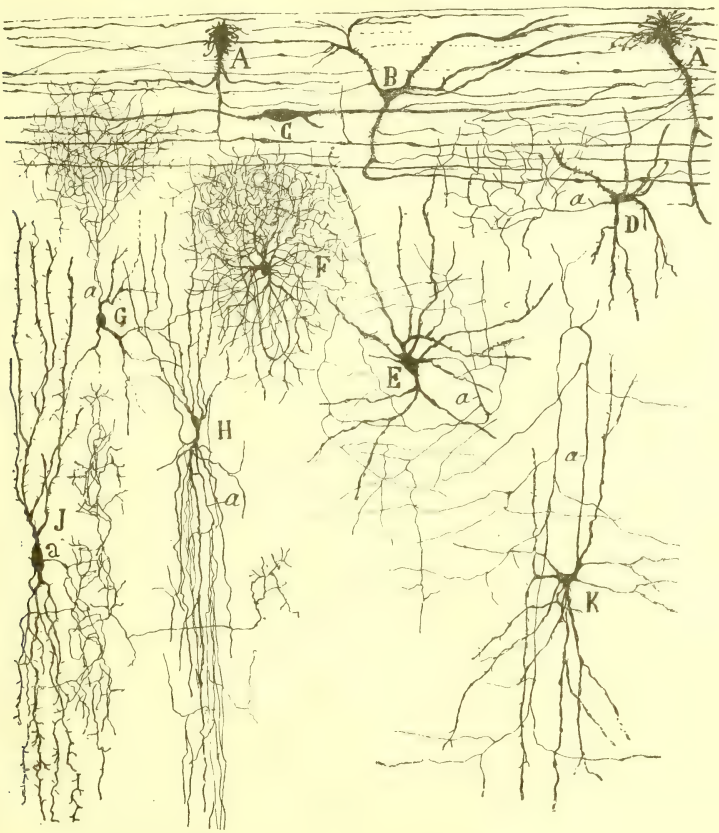


Fig. 669. — Capa plexiforme y de las pequeñas y medianas pirámides de la corteza motriz del cerebro del niño de un mes. — A, B, C, corpúsculos horizontales de la zona plexiforme; D, E, F, células de axon corto de la capa segunda; G, célula de axon ascendente para la capa primera; H, I, células bipenachadas; K, célula gruesa de axon corto de la zona tercera.

nal cabria distinguir algunas variedades en esta categoría celular, que reproducimos en las figs. 669 y 662, D: *a*) elemento de axon relativamente largo, ascendente, descendente ú horizontal generador de un plexo terminal alejado de la célula; *b*) elemento de axon prontamente resuelto en la

(1) *Mondino:* Ricerche macro microscopiche sul centri nervosi. Torino, 1887. Milano, 1886.

(2) *Martinotti*: Su alcuni miglioramenti della tecnica della reazione al nitrato de argento, &. *Annali di Freniatria e Scienze affini*. Vol. I, 1889.

ramificación terminal (fig. 669, E) ; *c)* elemento cuyo axon descendente da origen á una vasta arborización dilatada por el plano inferior de la segunda, tercera y á veces cuarta zona, etc. (fig. 669, K).

Aunque con menos riqueza en variedades morfológicas, también la corteza de los mamíferos (perro, gato, conejo) exhibe esta categoría celular, según puede verse en la fig. 671, *a*. En el conejo, los elementos más superficiales afectan á menudo forma de pera, siendo mayores y de figura estrellada los profundos, la mayoría de los cuales exhiben un axon más ó menos descendente. Por lo demás, encuéntranse también aquí variantes numerosas en cuanto á la longitud del axon y amplitud del campo de ramificación.

b) Tipo enano ó neurogliforme.—Nuestros estudios en la corteza cerebral humana (1) nos han permitido reconocer la existencia de un corpúsculo muy diminuto de axon corto, que por el tamaño del soma y la riqueza y finura de las dendritas irradiadas, ha merecido el nombre de *elemento enano ó neurogliforme*. Habita no sólo en la capa segunda, sino en toda la corteza, aun cuando nos ha parecido abundar más en las zonas profundas. Según aparece en la fig. 669, F, afecta figura poligonal, de cuyas aristas parten infinidad de apéndices finos, varicosos, radiados, apenas ramificados y terminados á corta distancia. A primera vista, tomaríanse estos corpúsculos como pequeños elementos de neuroglia de cortas radiaciones; pero la ausencia de apéndices colaterales en las expansiones divergentes y la indudable presencia de un axon, denuncian pronto su naturaleza nerviosa. Este axon es delicadísimo, tanto que el cromato de plata lo impregna en amarillo, y á corta distancia de su origen, desemboca en una arborización apretadísima, cuyos ramos sutiles y moniliformes exigen para su conveniente análisis un buen apocromático. En ocasiones, tales arborizaciones apretadas se colorean aisladamente, es decir, sin la célula de origen, lo que facilita singularmente el examen.

Este tipo corpuscular existe también, aunque con rarezas, en la corteza cerebral del perro y gato (fig. 671, *b*), donde alcanza una talla algo mayor, y ostenta una arborización nerviosa mucho más aparente.

c) Células pequeñas de axon ascendente resuelto en arborizaciones densísimas. — En diversas regiones de la corteza cerebral humana, hemos hallado (2) dentro de la zona segunda y señaladamente en su mitad inferior, unos elementos pequeños, ovoideos ó estrellados, provistos de dendritas finas no muy largas y á menudo ascendentes ó descendentes (fig. 669, G). Mas lo que presta á estas neuronas una fisonomía original es el comportamiento del axon, el cual es fino y ascendente, y una vez llegado al tercio externo del estrato segundo, se resuelve en una rica y densa arborización terminal preferentemente concentrada en

(1) *S. Ramón Cajal :* Corteza visual. *Rev. trim. microgr.*, tomo IV, 1899.

(2) *S. R. Cajal :* La corteza motriz. *Rev. trim. microgr.*, tomo IV, cuad. IV, 1899.

la frontera separatoria de las zonas primera y segunda. Es común hallar esta elegante arborización aisladamente impregnada; pero de vez en cuando se colorea también simultáneamente con la célula de origen. La reunión de las citadas ramificaciones nerviosas engendra entre las dos zonas primeras un plexo nervioso, denso y continuo, en el seno del cual se divisan numerosos nidos para somas de pirámides (fig. 670, A, B, C).

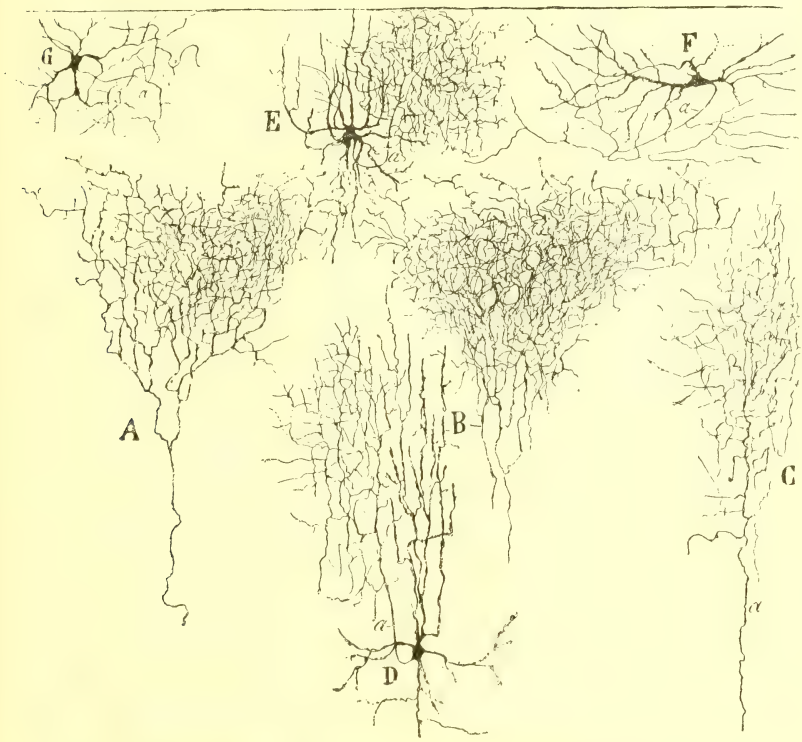


Fig. 670.—Finas arborizaciones nerviosas de las zonas primera y segunda de la corteza visual del niño de quince días. — A y B, plexos nerviosos tupidísimos de la zona de las pequeñas pirámides; C, una arborización menos densa; D, célula pequeña cuyo axon ascendente se resolvía en una arborización análoga; E, corpúsculo estrellado aracniforme, cuyo axon engendraba en la zona primera un plexo tupidísimo; F, G, células pequeñas de axon corto pobremente arborizado.

d) **Células fusiformes bipenachadas.** — Entre los elementos descubiertos por nosotros en la corteza cerebral humana (1), merecen mencionarse unas células fusiformes pequeñas, orientadas en sentido radial y de cuyos polos externo é interno parte un haz ó pincel de dendritas va-

(1) *S. Ramón Cajal* : Estructura de la corteza visual. Nota preventiva. *Revista Ibero-Americana de Ciencias médicas*, marzo, 1899.

— Véanse también todos los ulteriores estudios sobre la corteza cerebral, publicados en la *Rev. trim. micrograf.*, tomo IV, V y VI.

ricosas delgadas, casi paralelas y extendidas, sobre todo las descendentes durante larguísimos trayectos. Vistas por primera vez en la corteza acústica, fueron después confirmadas en todas las provincias encefálicas y en la pluralidad de las capas corticales, exceptuada la primera. No faltan jamás en la zona cerebral segunda, aunque nos han parecido algo más abundantes en la tercera y cuarta (capa de las medianas y grandes pirámides y zona de los granos).

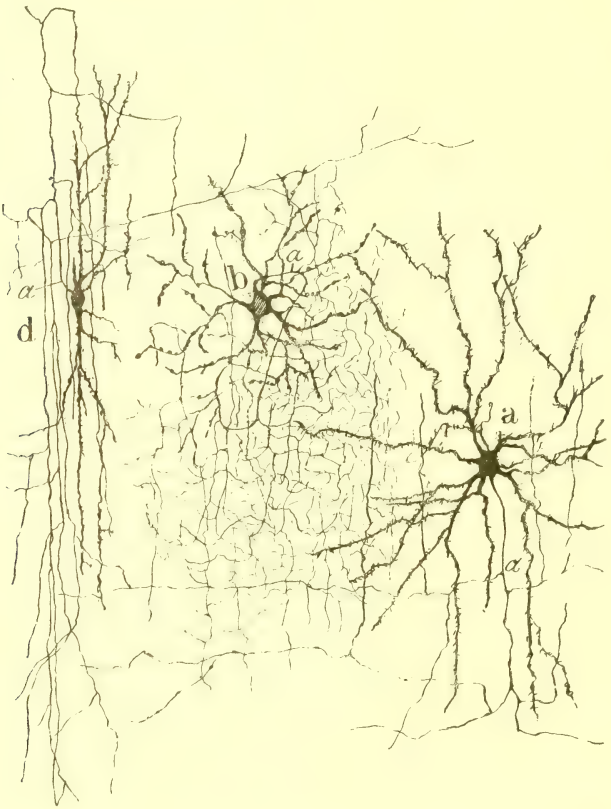


Fig. 671.—Células de axon corto de la corteza visual del gato de veintiocho días.—*a*, célula de axon corto tipo común ; *b*, corpúsculo enano ; *d*, elemento bipenachado.

La singularidad más interesante de esta especie celular es la forma de la arborización del axon. Como se ve en la fig. 672, *a*, esta expansión es muy delicada, dimanando del soma ó de una dendrita, sigue su curso radial ascendente ó descendente, y se resuelve generalmente á gran distancia de la célula de origen, en un pincel de finísimos hilos longitudinales. Durante su largo itinerario, emite en ángulo recto numerosas colaterales, bien pronto descompuestas también en haces paralelos y flexuosos de hebras amarillentas, varicosas, ascendentes y descendentes, tan largas

que pueden extenderse á casi todo el espesor de la corteza, y tan finas que para su cabal análisis es de toda necesidad el objetivo 1'30 de Zeiss. En el cerebro del niño recién nacido ó de pocos días, estas arborizaciones son todavía algo gruesas y no muy extensas; para sorprenderlas en todo su desarrollo y cerciorarse de la extremada delicadeza de sus hebras, hay que estudiarlas en la corteza del niño de veinte á treinta días. Las figs. 672 y 669, H, no da cabal idea de esta delicadeza, pues el proceder fotozincográfico ha engruesado notablemente las líneas del dibujo.

Examinando atentamente cada uno de los referidos hacecillos, se advierte en su espesor un hueco vertical que, juzgando por el tamaño, parece corresponder al tallo de gruesa ó de mediana pirámide. Y como cada célula engendra ó puede generar varios haces, dicho se está que con ella podrían relacionarse varias pirámides.

Los mencionados elementos son extraordinariamente abundantes en el cerebro humano, tanto que no vacilamos en considerarlos como una de sus más importantes características. En las buenas impregnaciones de la corteza motriz acústica y visual, hállanse tan próximos, que las arborizaciones ó pinceles nerviosos de una célula tocan casi á los formados por las vecinas, produciéndose de esta suerte una serie de franjas verticales larguísimas, comprensivas de una, dos ó tres zonas, y cuyas hebras ostentan tono amarillento á causa de su delgadez

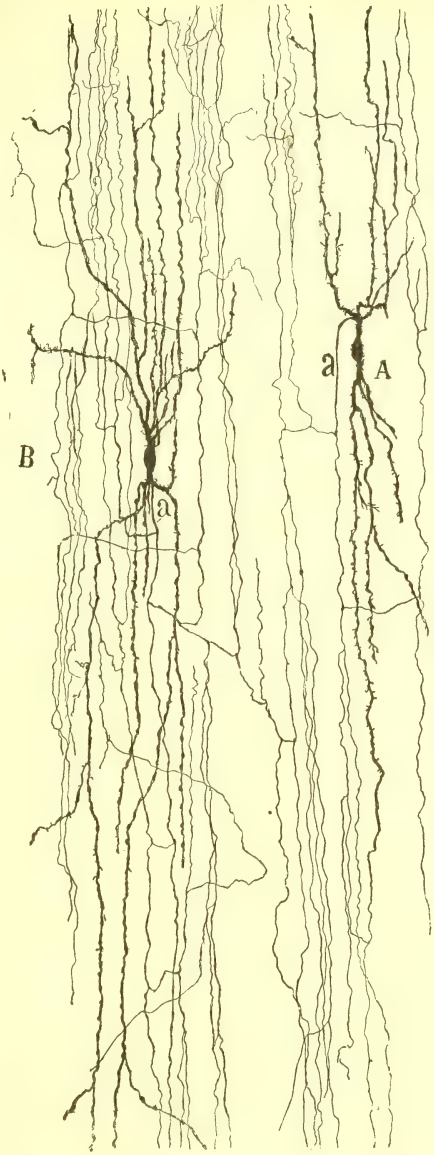


Fig. 672.—Células bipenachadas habitantes en diversos estratos. Corteza acústica del niño de veintisiete días. — A, célula con axon descendente sobriamente ramificado ; B, célula con axon descompuesto en muchos hacecillos ascendentes y descendentes larguísimos ; *a*, axon.

sin ejemplo. Aunque con rareza, hemos comprobado también dichos elementos en el perro y gato (fig. 671, *d*), pero aquí son pobres en ramillas nerviosas y no ofrecen la extrema delicadeza y longitud de las similares del hombre.

Como variedad del tipo anterior, puede considerarse un corpúsculo fusiforme más espeso y de morfología menos específica (figs. 669, J y 673, B). Esta célula ha sido vista ya por Retzius (1), según resulta del examen de las figuras de una de sus publicaciones; pero este sabio no da de ella descripción particular, considerándola sin duda como una pequeña pirámide. A semejanza de las bipenachadas enanas, exhibe dos haces ascenden-

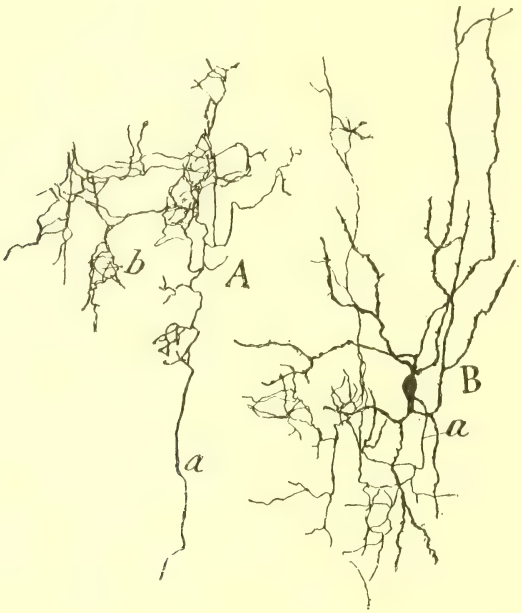


Fig. 673.—Células bipenachadas de mediana talla de la zona segunda.—A, axon con nidos pericelulares impregnado aisladamente; B, célula completa.

te y descendente de dendritas, pero éstas ofrecen mayor espesor y hállanse guarnecidas de largas espinas colaterales. El penacho ascendente no se limita á la zona segunda, sino que asalta la primera, prolongándose á menudo hasta lo alto de la plexiforme. El axon es de mediano calibre; brota ya de lo alto, ya de lo bajo del soma, y á poco trecho se bifurca, y sus divisiones y subdivisiones engendran á corta distancia de la célula una arborización tupida y varicosa, descompuesta en nidos ó plexos nerviosos que rodean el cuerpo de las pequeñas pirámides (fig. 673, A).

(1) *Retzius:* Die Cajal'schen Zellen der Grosshirnrinde beim Menschen und bei Säugethieren. *Biol. Unter.* N. F. Bd. V., 1893. Véase en la tabla 4.ª, fig. 6, las células marcadas k p.

e) **Células de axon ascendente para la capa primera ó de Martinotti.**—Este autor fué el primero que mencionó la existencia, en

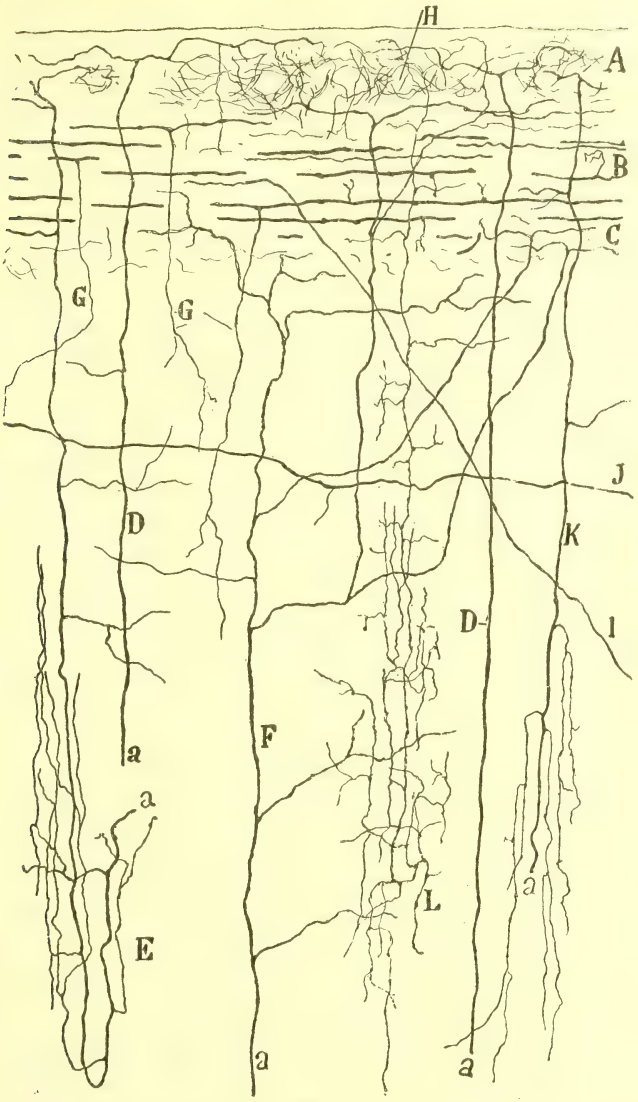


Fig. 674.—Capa plexiforme y fibras de Martinotti de la corteza del niño de un mes. —A, plano externo de la zona primera; B, plano medio; C, plano interno; D, fibras de Martinotti gruesas y poco ramificadas; E, fibras que en su arranque formaban haces de colaterales verticales; F, fibra de amplia arborización; G, colaterales de fibras tangenciales; L, ramas altas del axon de un corpúsculo bipenachado; *a*, origen del axon. (Para mayor claridad sólo se han dibujado los axones).

la segunda zona, de algunas pirámides cuyo axon, al revés del de las pirámides comunes, se remonta á la zona plexiforme, donde acaba median-

te ramas horizontales de varia longitud. Nuestras observaciones, recaídas tanto en los animales (1) como en el hombre (2), pusieron de manifiesto dos hechos: 1.°, que las citadas células no son pirámides, sino corpúsculos globulosos, ovoideos ó fusiformes, desprovistos de tallo radial, aunque sí de dendritas varicosas ascendentes y descendentes; 2.°, que tales elementos son abundantísimos en todas las capas cerebrales, pero señaladamente en el tercio profundo de la corteza, donde pueden presentar gran tamaño y muchas variedades morfológicas. Posteriormente, fueron confirmados estos elementos por Retzius, Kölliker y Schaffer.

Las células de este tipo, residentes en la segunda zona y parte de la tercera (zona de medianas pirámides) de la corteza humana, pertenecen á estas dos categorías: *a*) elemento fusiforme ó estrellado, cuyo axon ascendente suministra cerca de su origen varias ramificaciones verticalmente orientadas y repartidas en pisos inferiores, mientras que el tallo principal aborda la porción más externa de la capa primera, para ramificarse en ella complicadamente generando un plexo continuo (fig. 674, E, K); *b*) células triangulares ó estrelladas, de ordinario más voluminosas que las precedentes, y cuyo axon está falto de ramas iniciales, subiendo á la zona plexiforme, donde se divide, produciendo dos ó más ramas horizontales larguísimas, sin perjuicio de emitir antes de llegar á la citada zona ramas oblícuas y ascendentes para la segunda (fig. 674, D). Añadamos aún para ser completos, que á la zona plexiforme llegan también en ocasiones las ramas más altas de la arborización cilindro-axil de corpúsculos bipenachados (fig. 674, L) y no pocas ramificaciones nerviosas de células grandes de axon corto (fig. 662, C, D).

3.° **Capa de las medianas y grandes pirámides.**—Por debajo de la zona precedente, comienza en los preparados de Nissl, sin línea precisa de demarcación, una importantísima formación de pirámides, cuyo tamaño aumenta progresivamente de fuera á adentro, hasta llegar á la zona de los granos, en cuyas fronteras habitan los somas más voluminosos. Este tamaño es, por término medio, en el hombre de 12 á 16 μ. Los corpúsculos más gruesos alcanzan un diámetro de 22 μ por una longitud de 26 ó 28 μ.

Neurofibrillas de las pirámides grandes y medianas.

La importancia de los referidos elementos piramidales de los que verosímilmente se originan las vías largas nacidas del cerebro, nos obliga á un análisis estructural y morfológico algo minucioso de los mismos.

Ya en los preparados de Nissl, se reconocen fácilmente por poseer un núcleo grueso ovoideo ó de sección triangular, en cuyo interior surge un voluminoso nucleolo; así como un protoplasma abundante sembrado

(1) *S. Ramón Cajal*: Sur la Structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. *La Cellule*, vol. VII, 1 fasc., 1891.

(2) Estudios sobre la corteza cerebral humana. Véase preferentemente: Corteza acústica, vol. V de la *Rev. trim. micr.*, 1900.

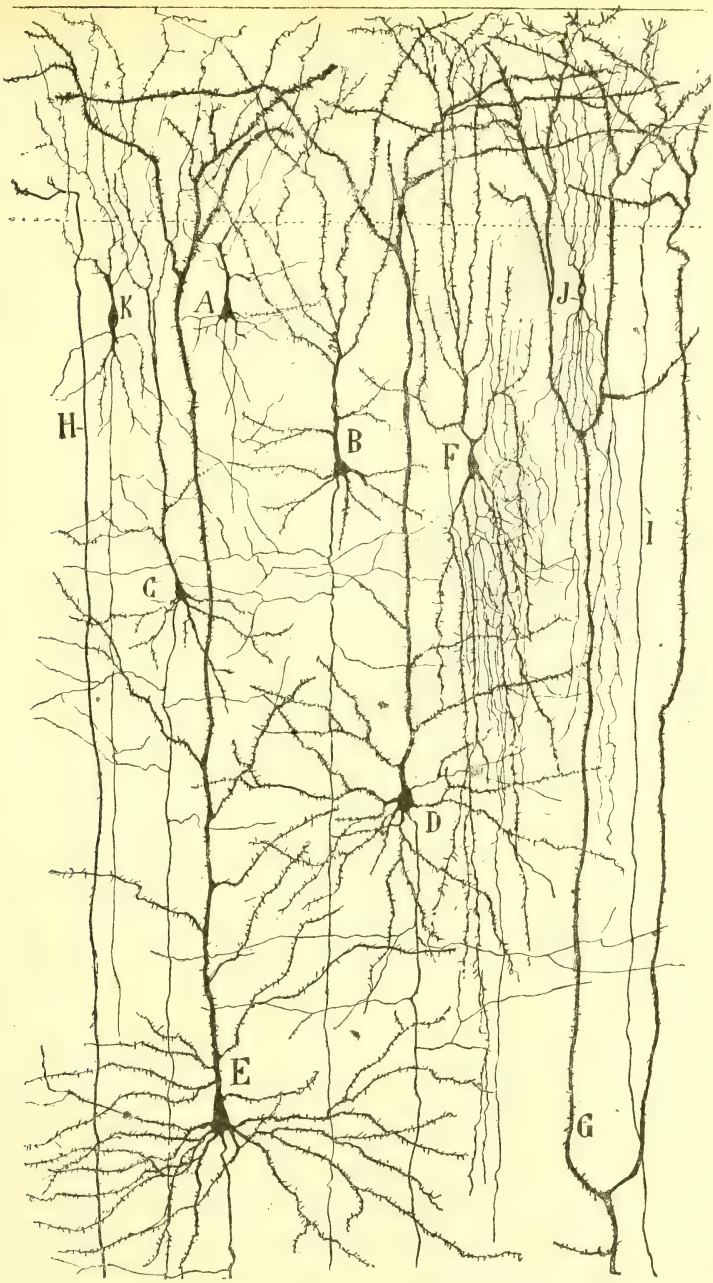


Fig. 675.—Zonas primera, segunda y tercera de la circunvolución frontal ascendente del cerebro del niño de un mes.—A, B, C, pequeñas pirámides; D, E, pirámides medianas; F, célula bipenachada cuyo axon formaba nidos terminales; G, tallos protoplásmicos emanados de una pirámide gruesa de la zona cuarta; H, I, tallos finos dendríticos de corpúsculos de las zonas quinta y sexta; J, pequeños elementos bipenachados; K, célula fusiforme de axon largo.

de husos cromáticos bastante espesos, que se prolonga un tanto por el arranque de la expansión radial y origen de las dendritas basilares. Encima del núcleo, y mirando á la expansión citada, suele haber un grueso grumo triangular. Entre los husos de Nissl, repáranse trayectos claros que corren de una dendrita á otra, y señaladamente desde el tallo hacia la región de origen del axon. Cuando semejantes trayectos se colorean por el método de Bethe, y aun mejor por el nuestro del nitrato de plata, muestran con entera evidencia, según descubrió dicho autor, unos haces de hilos finísimos, plexiformes, varicosos, que desde la dendrita radial descienden separando los grumos cromáticos y penetrando en el axon y dendritas basilares. Imposible es saber (tan tenues son tales hebras) si se anastomosan ó no durante su trayecto por el soma; lo que sí parece probable, según resulta del examen de buenas preparaciones del cerebro humano, del gato y perro, es que mantienen su independencia en el espesor de las dendritas, en cuyas dicotomías se separan como los hilos de un hacecillo (1). Un examen minucioso en el obj. 1'30 apocr. de Zeiss, revela que en el tallo radial y gruesas dendritas, las *neurofibrillas*, así llamadas por Bethe, marchan exclusivamente por la periferia, dejando un espacio central lleno de plasma incoloro. En fin, las últimas raicillas dendríticas sólo poseen una neurofibrilla, que parece terminar libremente en plena substancia gris, aunque la palidez de la impregnación no permite sino rara vez sorprender el cabo final. De lo expuesto, se sigue que las fibrillas interiores del protoplasma no salen jamás del soma ó de las dendritas, constituyendo un armazón intracelular, totalmente independiente de las arborizaciones nerviosas pericelulares, no obstante el dictamen de Bethe y Meyer, que han defendido, sin apoyarse en ninguna observación precisa, una conti-

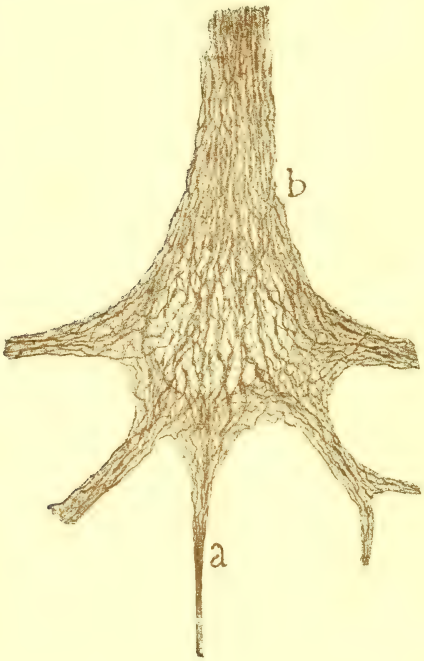


Fig. 676. — Cuerpo de una pirámide de tamaño grande. Corteza cerebral del gato adulto (método del nitrato de plata reducido).

(1) Recientes observaciones con nuestro método de coloración argéntica nos han persuadido que en los mamíferos recién nacidos las neurofibrillas forman red hasta en las dendritas, red que se mantiene con algunas variaciones en la época adulta.

nuidad substancial entre ambas formaciones (1). Es digna de notarse la falta de dichas fibras en las espinas de las expansiones dendríticas,

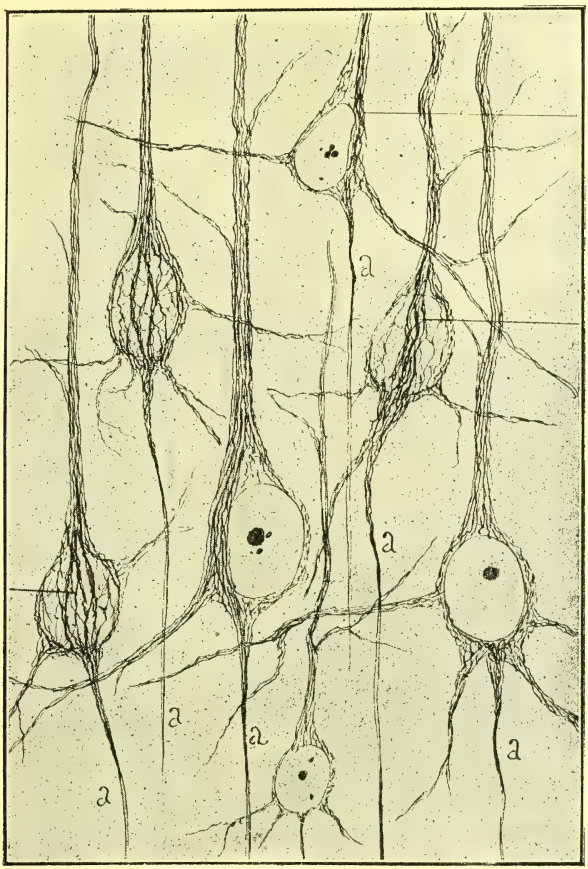


Fig. 677. — Pirámides celulares medianas del cerebro del conejo adulto (método de nitrato de plata reducido). — A y B, cordón de filamentos principales que corre del tallo radial al axon ; C, filamentos primarios vistos en el enfoque superficial ; *a*, cilindro-eje.

así como la existencia, en las prolongaciones protoplásmicas finas, de una masa plasmática relativamente espesa, en el fondo de la cual hállase una neurofibrilla axial delicadísima. Por lo demás, la ausencia de relación

(1) Véase nuestro artículo de *Trab. del Lab. de Investig. biol.* titulado : Consideraciones críticas sobre la teoría de A. Bethe acerca de la estructura y conexiones de las células nerviosas, tomo II, 1903. Y el más reciente : Un sencillo método de coloración del retículo protoplásmico y sus efectos en diversos órganos nerviosos. *Trab. del Lab.*, etc., cuaderno 4.°, 1903.

entre las neurofibrillas y los plexos nerviosos pericelulares, es un hecho reconocido por Held (1) y Donaggio (2).

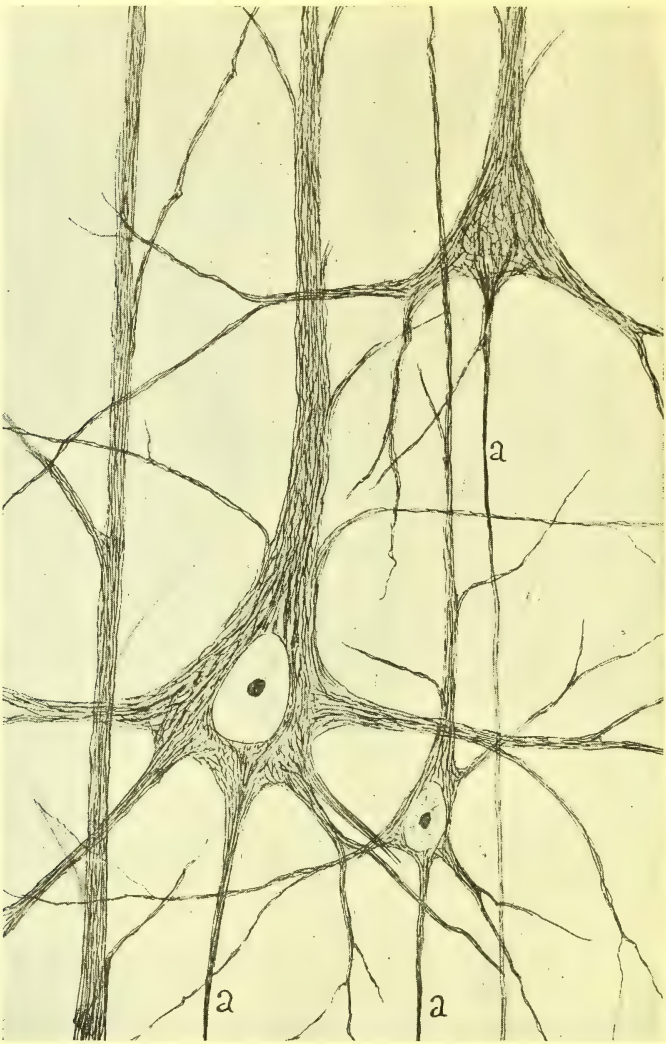


Fig. 678. — Células piramidales medianas y grandes de la corteza visual humana (método del nitrato de plata reducido). — *a*, axon.

En cuanto al axon, fórmase por la reunión de un grupo de neurofibrillas llegadas de todas las regiones de la célula, y preferentemente de la dendrita radial. En el conejo (fig. 677), donde el protoplasma perinuclear

(1) *Held*: *Arch. f. Anat. u Physiol. Anat. Abtheil.*, 1902.

(2) *Donaggio:* Comunicación al Congreso Médico Internacional de Madrid de abril de 1903. Actas, tomo I.

es más delgado que en el hombre, es donde mejor se sorprende el paso al axon de las fibrillas del tallo periférico, fibrillas que corren de fuera á adentro dispuestas en haces flexuosos y varicosos, dentro de las cuales se indican, aunque sin discernirse claramente, finos hilos ó trabéculos oblícuos de unión (nuestros *filamentos secundarios*). En el paraje en que el cono cilindro-axil se adelgaza, el haz fibrilar se condensa en un cilindro de aspecto homogéneo, que desciende cierto trecho hasta el paraje en que se inicia la mielina. En este punto la angostura llega al *máximum*, y la impregnación cesa ó palidece para reaparecer más adelante, es decir, pasado el primer anillo de cemento (fig. 678, *a*). A menudo, según se advierte en la célula grande de la fig. 678, percíbese en el cono de ori-

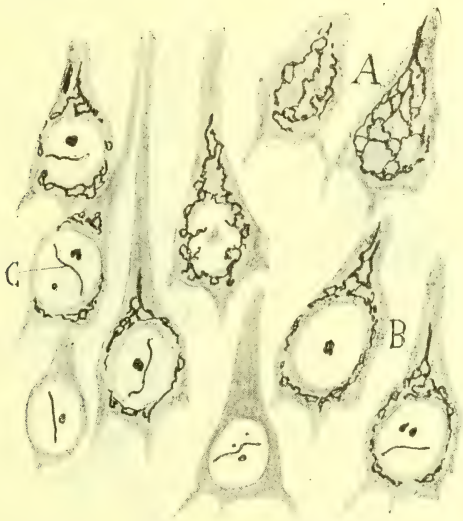


Fig. 679. — Células piramidales profundas del cerebro del conejo.—*a*, conductos intraprotoplásmicos de Golgi y Holmgren vistos de plano ; *b*, los mismos en enfoque ecuatorial ; *c*, células provistas de bastón intranuclear.

gen del axon dos capas : central, notablemente densa, formada por filamentos que parecen venir de un plexo complicado perinuclear, continuado con el tallo ; y cortical, más laxa, donde se reunen las neurofibrillas llegadas de las dendritas. De todos modos, en el hombre el número de neurofibrillas del armazón protoplásmico es tan grande y tan intrincada su disposición, que resulta imposible determinar sus conexiones recíprocas, debiendo estimarse la descripción y figura dadas por Bethe y copiadas por diversos autores, como fuertemente esquemática y en gran parte conjetural.

Vacuolas intraprotoplásmicas de Golgi y Holmgren.— Según expusimos en otro lugar (1), las investigaciones de Golgi, Veratti, Retzius,

(1) Véase en el capítulo del cerebelo la textura de las células de Purkinje.

Holmgren y otros, han demostrado dentro del protoplasma de las neuronas ganglionares, así como en algunos pocos focos bulbares, un sistema de tubos ó de vacuolas constitutivas de una red generalmente limitada á las inmediaciones del núcleo. Tales conductitos aparecen también en las pirámides cerebrales, según ha mostrado Soukhanoff (1).

Aplicando nosotros al cerebro del conejo nuestro método especial del nitrato de plata reducido (2), las hemos impregnado también, según mostramos en la fig. 679, A, B. Dichos tubitos son tanto más espesos y abundantes, cuanto más voluminosa es la pirámide, concentrándose par-

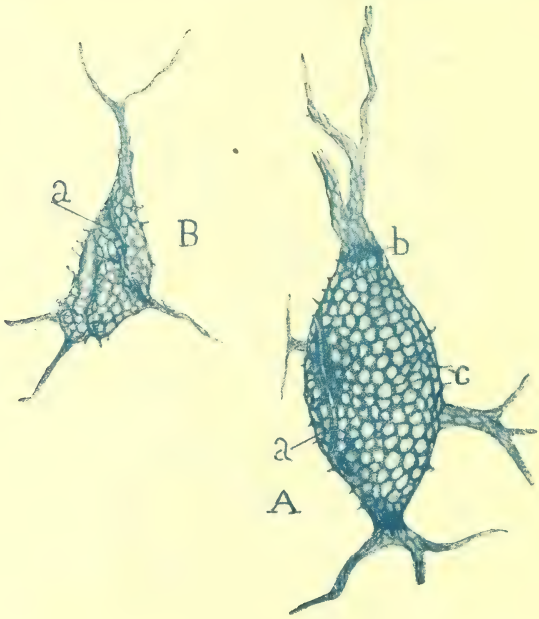


Fig. 680.—Células de axon corto de la corteza cerebral del gato (método de Ehrlich algo modificado). — A, célula grande ; B, célula pequeña ; *a*, repliegues de la red pericelular que pueden pasar erróneamente por fibras nerviosas ; *b*, anillos polares fuertemente teñidos ; *e*, espinas nacidas en ángulo recto.

ticularmente por encima del núcleo, donde parecen converger en un tallo central situado en el eje de la expansión radial. Hacia la región basilar, las mallas son más angostas, pero sin que surjan prolongaciones para las dendritas inferiores. En ningún caso se comprueba la comunicación de

(1) *Soukhanoff:* Sur le réseau endocelular de Golgi dans les éléments nerveux de l'écorce cérébrale. *Le Névraxe*, vol. IV, 1903.

(2) *S. Ramón Cajal:* Sobre la estructura del protoplasma nervioso. *Revista escolar de medicina y Cirugía*, núm. 3, 1.° de noviembre de 1903.

— Véase también : *Trabajos del Lab. de Investigac. biológicas*, 4.° fascículo, diciembre de 1903.

este sistema lacunario con el exterior, según dicen haber observado en corpúsculos gangliónicos Retzius (1) y Holmgren (2).

Bastoncillos intranucleares.—Diversos autores han señalado, como hecho esporádico y de significación incierta, un fino bastoncito intranuclear, especialmente coloreable por la hematoxilina de Heindenhain (Mann, Lenhossék, Prenant, Holmgren, etc.). Nuestro ya citado método del nitrato de plata los colorea de negro intenso, apareciendo constantemente solitarios, rectilíneos ó ligeramente incurvados y completamente independientes del nucleolo. Este filamento singular, cuya significación se ignora, reside exclusivamente en los corpúsculos medianos y pequeños de las capas profundas (*capa de los corpúsculos polimorfos* del conejo), y por excepción, en tal cual pirámide pequeña. Hasta ahora no lo hemos podido impregnar en el cerebro del hombre y animales girencéfalos.

Red pericelular de Golgi. — Al tratar del cerebelo, hemos hablado ya de la existencia, en torno de las células de Purkinje y otros elementos, de una masa granulosa que, según han demostrado Golgi y Bethe, presenta muy á menudo disposición reticulada. Nosotros hemos aplicado con éxito á la coloración de esta red pericelular el método de Ehrlich modificado (3), habiéndola impregnado con gran intensidad en las células de axon corto del cerebro del gato. Como se aprecia en la fig. 680, A, B, este retículo es aplanado, yace inmediatamente por fuera de la membrana y exhibe mallas angostas y redondeadas de gran regularidad. Hacia las expansiones gruesas polares cesa á menudo, presentando un espesamiento ó reborde intensamente teñido ; pero otras veces se prolonga á lo largo de las dendritas, palideciendo progresivamente y alargando sus mallas.

Esta red, confirmada también en el cerebro por S. Meyer (método de Ehrlich), que la reputa erróneamente continuada con tubos nerviosos, y por Donaggio, Held y Simarro, que la han coloreado mediante métodos especiales en la médula y bulbo, es totalmente extraña á las arborizaciones nerviosas pericelulares. Las observaciones que recientemente hemos efectuado con el método de Bethe (4), prueban, además, que semejante retículo representa un producto artificial, probablemente un coágulo proteico, producido en el plasma de los espacios pericelulares.

Si después de echar una ojeada por la textura de las grandes y medianas pirámides, queremos pasar al estudio detallado de su morfología y de la marcha y terminación de las expansiones, nos será preciso recurrir al método de Golgi ó al de Ehrlich.

A semejanza de las pirámides pequeñas, las gigantes y medianas poseen un cuerpo cónico del cual derivan también, hacia afuera, el tallo ra-

(1) *G. Retzius : Biologischen Untersuchungen.* N. F. Bd. IX, 1900.

(2) *E. Holmgren :* Studien in der feineren Anatomie der Nervenzellen. *Aus Bonnet-Merkels anastomischen Heften.* Bd. XV, 1900.

(3) *S. R. Cajal :* La red superficial de las células nerviosas centrales *Rev. trim. microgr.* Tomo III, 1898.

(4) *S. R. Cajal : Trabajos del Lab. de investig. biol.* Tomo II, 1903.

dial, hacia adentro las dendritas basilares ó descendentes, por los lados las expansiones oblícuas y horizontales ; en fin, de la cara inferior del soma brota el axon robusto y descendente. Todas estas prolongaciones reproducen la disposición ya descrita de las pequeñas pirámides, salvo que son más espesas y vellosas, recorren más largos trayectos y se ramifican mucho más complicadamente que en estos últimos elementos. El tallo, sobre todo, es recio y larguísimo, y desemboca en la capa plexiforme, donde, según se aprecia en la fig. 675, E, engendra una arborización de ramas horizontales más espesas y largas que las procedentes de las pirámides pequeñas. A menudo hemos notado que esta arborización dendrítica se dilata por plano más inferior de la citada zona que los penachos de las pirámides pequeñas y medianas superiores. En cuanto al axon, desciende verticalmente, y después de ingresar en los haces nerviosos radiados, aborda la substancia blanca, en la cual, según descubrimos nosotros (1), puede dividirse en dos ramas de curso contrapuesto. Conforme observó Golgi y confirmamos Martinotti, nosotros, Retzius y Kölliker, del trayecto inicial del cilindro-eje parten cuatro, cinco ó más ramas colaterales, que marchan más ó menos horizontalmente, cubriendo con sus ramillas secundarias una gran área de la substancia gris. En el gato y conejo las colaterales son menos numerosas, largas y ramificadas que en el hombre, pudiéndose sorprender fácilmente su terminación que se efectúa mediante una varicosidad libre. Frecuente es ver que las primeras colaterales marchan oblícuamente hacia arriba, entrando en conexión con los somas y tallos de los elementos más externos, mientras que las colaterales inferiores toman dirección más ó menos horizontal, relacionándose con las pirámides grandes más profundas. El principal punto de emergencia de las citadas ramas es el tercio superior del axon, es decir, el trozo de itinerario que corresponde al cruce de la zona que estudiamos ; durante su paso por las capas subyacentes, las colaterales son raras ó faltan por completo, y cuando existen suelen describir trayecto recurrente. En todo caso (y esta es ley de que no se exime ninguna neurona de axon largo) faltan colaterales en la porción inicial del axon, porción que, aunque variable en longitud según el volumen de la neurona, puede calcularse en las medianas y gruesas pirámides en 40 ó 50 centésimas de milímetro.

Resulta muy instructivo contrastar los preparados de Golgi con los resultados de la impregnación vital del azul de metileno ó método de Ehrlich. Nosotros hemos usado con provecho este proceder en el gato y

(1) *S. R. Cajal :* Sobre la existencia de bifurcaciones y colaterales en los nervios sensitivos craneales y substancia blanca del cerebro. *Gazeta sanitaria de Barcelona.* 10 Abril 1891.

— Véase también : Textura de las circunvoluciones cerebrales en los mamíferos inferiores. 10 Dic. 1890.

conejo (1), teniendo la suerte de confirmar plenamente los hallazgos del cromato de plata en lo referente á la morfología de las pirámides y á la



Fig. 681.—Corte de una circunvolución cerebral del gato adulto (método de Ehrlich). Todas las células que aparecen son de axon corto. — A, tallo de pirámide grande ; B, elemento bipenachado grueso ; C, células grandes de axon corto arqueado y resuelto en largas ramas ; D, células de axon ascendente.

(1) *S. R. Cajal:* El azul de metileno en los centros nerviosos. *Rev. trim. micrográfica*. Vol. I. 1896.

disposición de las dendritas. Como mostramos en la fig. 681 A, coloréanse muy bien en azul más ó menos intenso el tallo y penacho terminal, partes cuyo aspecto varía algo según el tiempo de acción del aire; así, cuando las piezas son fijadas media hora después de la imbibición de azul, el penacho final conservará casi enteramente su regularidad, mostrando las espinas colaterales bajo la forma de apéndices pálidos, terminados por una esfera azul obscura; mas si aquellas han permanecido una ó dos horas al aire, la impregnación resulta más completa, pero en cambio, todas las finas dendritas aparecen notablemente varicosas y despojadas de apéndices colaterales. Esta alteración *post mortem* que algunos autores, tales como Renaut han tomado como una disposición normal, pueden explicarse por la concentración en gotas de la materia cianófila del jugo protoplásmico. En ocasiones, las gotas ó varicosidades se rompen *(cianofiloragia)* y la substancia, ávida del azul, impregna las inmediaciones de la dendrita. Toda gruesa varicosidad ofrece un centro claro, rodeado de un limbo cianófilo. Los referidos fenómenos, sobre probar la existencia de una membrana peridendrítica (1), nos enseñan la extraordinaria vulnerabilidad de las expansiones neuronales, y nos obligan á ser muy cautos en la interpretación fisiológica de las alteraciones ofrecidas por las células nerviosas del cerebro enfermo (anemias, envenenamientos, locuras, etc.). En cuanto al soma de las pirámides, se colorea muy rara vez por el método común de Ehrlich, apareciendo de ordinario sumamente pálido y casi invisible. Sin embargo, utilizando otra manera de impregnación (nuestra reacción *anaérea* (2), tanto el soma como las dendritas basales se impregnan, mostrando exactamente la misma morfología que el método de Golgi.

El axon tíñese mejor por el azul de metileno, mas no se le puede seguir con la comodidad que en los preparados de Golgi, porque la impregnación cesa de ordinario algo más allá del vértice del cono nervioso. Por compensación, obsérvanse muy bien el origen de las colaterales y los sitios de bifurcación, gracias al tono azul intenso adquirido por las fibras nerviosas al nivel de las estrangulaciones.

Células de axon corto. — Las zonas de medianas y grandes pirámides son algo menos ricas que la capa segunda en elementos de axon corto; sin embargo, éstos no faltan jamás en ellas, reconociéndose los tipos siguientes: *a*) célula estrellada ó fusiforme, provista de axon ascendente prolongado hasta la capa plexiforme, después de haber emitido ramas para la zona tercera y segunda; *b*) célula estrellada, voluminosa, de axon corto, ascendente, horizontal ó descendente, á menudo arciforme en su

(1) *S. R. Cojal*: Las células de cilindro-eje corto de la capa molecular del cerebro. *Rev. trim. micrógr.* Tomo II, 1897.

(2) *S. R. Cajal*: El azul de metileno en los centros nerviosos. *Rev. trim. micrógr.* Tomo I, 1896.

trayecto inicial, el cual engendra una arborización difusa de largos filamentos más ó menos horizontales, repartidos en el espesor de la zona tercera ; *c*) el tipo bipenachado, muy abundante al nivel de las pirámides medianas, con sus dos variedades fina y de volumen medio y sus arborizaciones nerviosas características ; *d*) en fin, unos robustos corpúsculos, cuyas ramas nerviosas se resuelven en nidos pericelulares. Pero de estas últimas células, comparables por más de un concepto con los elementos de cesta del cerebelo, debemos consignar algunos detalles.

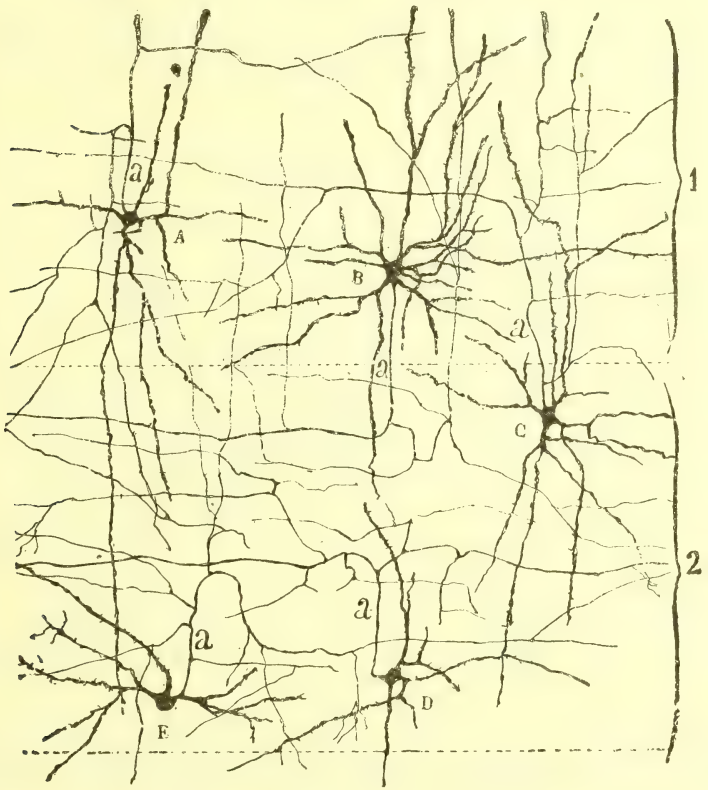


Fig. 682.—Células estrelladas de axon dividido en larguísimas ramas horizontales, probablemente generadoras de nidos terminales. — A, B, células de la formación de pirámides medianas ; C, D, E, células de la zona de pirámides gruesas externas : *a*, axon (circunvolución frontal ascendente).

Descubiertos por nosotros primeramente en la corteza visual y después en la motriz, tales elementos residen verosímilmente en la mayoría de las provincias cerebrales del hombre, tanto en el seno de la zona tercera donde nos parecen abundar especialmente, como en la subyacente formación de los granos ó capa cuarta. Caracterízase por su forma estrellada, la delgadez y enorme longitud de sus dendritas divergentes, y sobre todo por el comportamiento del axon (figs. 682, *a* y 683, *a*). Esta ex-

pansión sigue variedad de direcciones, aunque por lo común, es ascendente ó descendente, y á no mucha distancia, á veces cerca mismo del arranque (fig. 682, E), se bifurca, resolviéndose en una porción de ramas horizontales y oblícuas de gran longitud.

Tales ramas, después de un trayecto larguísimo é intrincado, se las ve resolverse en arborizaciones pericelulares que envuelven y ciñen estrechamente el contorno del soma y origen de las gruesas dendritas. El nido propiamente dicho consta de muchas ramas que se entrecruzan complicadamente, descomponiéndose en ramitos cortos, varicosos, terminados por una nudosidad apoyada en la superficie protoplásmica. Cuando son perseguidas las ramas formadoras del nido hasta las fibras de origen, ad-

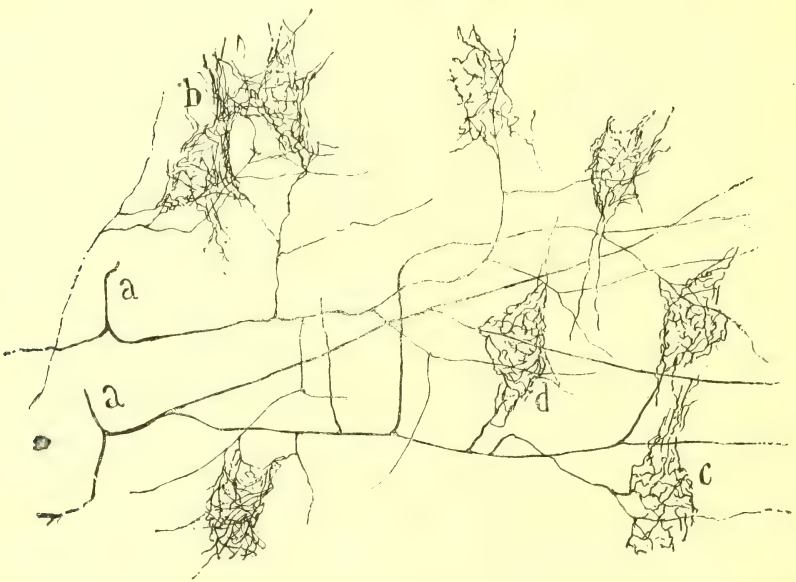


Fig. 683. — Arborizaciones pericelulares de la zona de las pirámides medianas y gigantes externas de la corteza motriz del niño de veinticinco días. — *a*, axones divididos en largas ramas horizontales ; *b*, *c*, *d*, cestas pericelulares.

viértese que no provienen de una sola fibra aferente, sino de varias, cada una de las cuales provee de filamentos á varias cestas terminales. No es raro notar que una fibra abandone algunos ramúsculos á un nido y hasta que constituya la parte principal de él, para salir después y agotarse en otros plexos pericelulares (fig. 683, *c*, *b*).

No siempre es cómodo determinar los orígenes de las fibras constitutivas de un nido. En ocasiones, la impregnación de éstos se obtiene aisladamente, como aparece en la fig. 684, *c*, *b*, donde las fibras aferentes son notablemente espesas y los nidos densos y prolongados á lo largo del tallo y dendritas basilares. Surge aquí la duda de si todos los plexos peri-

celulares que el cromato de plata revela en el cerebro humano, son de la misma especie.

Es indubitable que los plexos perineuronales finos que reproducimos en la fig. 683, *a*, emanan de células de axon corto; pero bien podría suceder que los nidos robustos reconocieran otro origen, procediendo, por ejemplo, de fibras exógenas ramificadas en la corteza. Necesarias son, sobre este punto, nuevas investigaciones.

Recientemente hemos aplicado en el hombre adulto el método del nitrato de plata reducido (1), el cual tiñe en el cerebelo y médula las ces-



Fig. 684. — Nidos pericelulares de la zona de las células gigantes superficiales de la circunvolución frontal ascendente. — *a*, fibras aferentes; *b*, nido externo de una célula delgada; *c*, nido grande.

tas nerviosas y hemos conseguido en la región motriz preparados en donde las pirámides grandes se presentan rodeadas de ramificaciones nerviosas de color pardo obscuro. Estos ramos nerviosos pericelulares son relativamente espesos, poseen de trecho en trecho recias varicosidades y se terminan sobre el protoplasma somático y dendrítico por cabos notablemente engruesados (nuestras mazas *terminales*).

Por lo demás, los referidos nidos no se parecen nada á los que Semi Meyer (2) ha creído observar con ayuda del azul de metileno en las cé-

(1) *S. R. Cajal*: Un sencillo método para teñir las fibrillas interiores del protoplasma nervioso. *Archivos latinos de Biología y Medicina*, núm. 1, octubre de 1903.
— Sobre la estructura del protoplasma nervioso. *Rev. escolar de Medicina y Cirugía*, 1.° noviembre de 1903, núm. 3.

(2) *Semi Meyer*: Ueber die Function der protoplasm. Fortsätze de Nervenzellen. *Abhandl. d. Sachs. ges. d. Wiss.*, 1898.
— Centrale Neuritenendigungen. *Arch. f. mikros. Anat.*, Bd, 54, 1899.

lulas del conejo de Indias, ni á las redes superficiales descritas en las pirámides cerebrales del gato por Bethe (1) y Nissl (2). En efecto, las disposiciones dibujadas por Meyer y Bethe, así como por Turner y Hunter (3), no tienen que ver nada con las fibras nerviosas, puesto que corresponden á la red homogénea pericelular de Golgi antes descrita, desprovista, según Donaggio (4), Held (5) y Simarro (6), de naturaleza nerviosa.

Células de axon corto en los mamíferos. — La zona de las pequeñas, medianas y grandes pirámides ofrece también en el gato y perro un número considerable de elementos de axon corto, entre los que se descubren los mismos tipos, aunque algo más gruesos y morfológicamente más simplificados que en la corteza humana. Hagamos notar que el método de Ehrlich es precioso para determinar la abundancia relativa de tales elementos, pues de ordinario (método común) impregna simultánea y exclusivamente todas las células de axon corto yacentes en el paraje colo reado. Compruébase en tales preparados que las susodichas células son casi tan numerosas como las pirámides, estando repartidas con cierta regularidad en las diversas zonas cerebrales, salvo la segunda, en que suelen abundar algo más. Entre los elementes particularmente abundantes, se cuentan : los estrellados voluminosos, provistos de axon arciforme, dividido en larguísimas ramas horizontales (fig. 681, C) ; los fusiformes medianos, de axon fino ascendente ó descendente, descompuesto en arborizaciones menos extensas (fig. 681, D) ; el bipenachado, cuyo axon no se colorea suficientemente para ser estudiado (B) ; y los globulosos, ovoideos ó triangulares de axon ascendente, repartido en la zona plexiforme segunda y tercera.

Los preparados de Ehrlich nos revelan, además, dos detalles que faltan en los de Golgi. Consiste el uno en la completa presentación de las dendritas, que el azul de metileno permite seguir durante larguísimos trayectos, enseñándonos que las ascendentes llegan muy á menudo, acaso siempre, hasta la zona primera, donde complican el plexo dendrítico de ésta, concentrándose cerca de la *pía* (fig. 681, B). El segundo refiérese á la revelación del forro medular del axon, jamás demostrado hasta hoy en los corpúsculos de axon corto. Conforme mostramos en la figura 685, *a*, esta expansión, cuyo trayecto inicial apenas atrae el azul, ofrece al nivel de sus dicotomías una impregnación intensa (por excepción, palidez extrema), denunciadora de la presencia de estrangulaciones, y por tanto, de la ausencia en ellas de vaina medular. Nacidas las principales ramas, éstas palidecen sucesivamente, desapareciendo á corta distancia los trozos hipercromáticos, desaparición indicadora de que las últimas ramificaciones de la arborización nerviosa carecen de mielina.

(1) *Bethe :* Ueber die Primitivfibrillen in der Ganglienzellen von Menschen und anderen Wirbelthieren. *Morphol. Arbeit. v. Schwalbe*, Bd. 8, Heft. I, 1898.

(2) *F. Nissl:* Nervenzellen und graue Substanz. *Münchener medicinischen Wochenschrit.*, nº 31, 32 u 33, 1898.

(3) *W. Aldrew Turner and W. Hunter*: On a Form of Nerve Termination in the central Nervous System. &. *Brain*, 1899.

(4) *Donaggio : Riv. sperimentale di Freniatria*, vol. 24, 1898-1899.

(5) *Held* : Ueber den Bau der grauen und weissen Substanz. *Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil.*, 1902.

(6) *Simarro* : Nuevo método histológico de impregnación por las sales fotográficas de plata. *Rev. trim. microg.*, tomo V, 1900.

Capa de las células pequeñas estrelladas y piramidales. — Diferenciada por Meynert y denominada comunmente *zona de los granos*, muéstrase este estrato en la mayor parte de la corteza humana, donde adquiere enorme desarrollo por comparación con la correspondiente de los animales girencéfalos.

Para orientarse tocante á la cuantía, número y forma de los corpúsculos de la misma, conviene empezar por el estudio de los preparados de Nissl, en los cuales distínguense ya tres clases de células: piramidales voluminosas y medianas, escasas en número y completamente iguales á las yacentes en las zonas limítrofes (figura 686); células también bastante raras, de figura triangular, estrelladas, ovoideas ó semilunares, de grueso tamaño y provistas de protoplasma abundante y pobre en granos cromáticos (fig. 686, *c*, *d*); y, finalmente, multitud de corpúsculos menudos, apretados, dispuestos frecuentemente en series verticales



Fig. 685.—Célula grande de axon corto de la capa de pirámides medianas del gato adulto (método de Ehrlich). —*a*, axon pálido; *b*, porción coloreada en azul intenso, correspondiente á una estrangulación medular; *c*, otra estrangulación.

(*granos* de los autores), de los cuales unos afectan figura piramidal (figura 686, *b*), en tanto que otros exhiben contorno poligonal y gran palidez protoplásmica (figura 686 *a*).

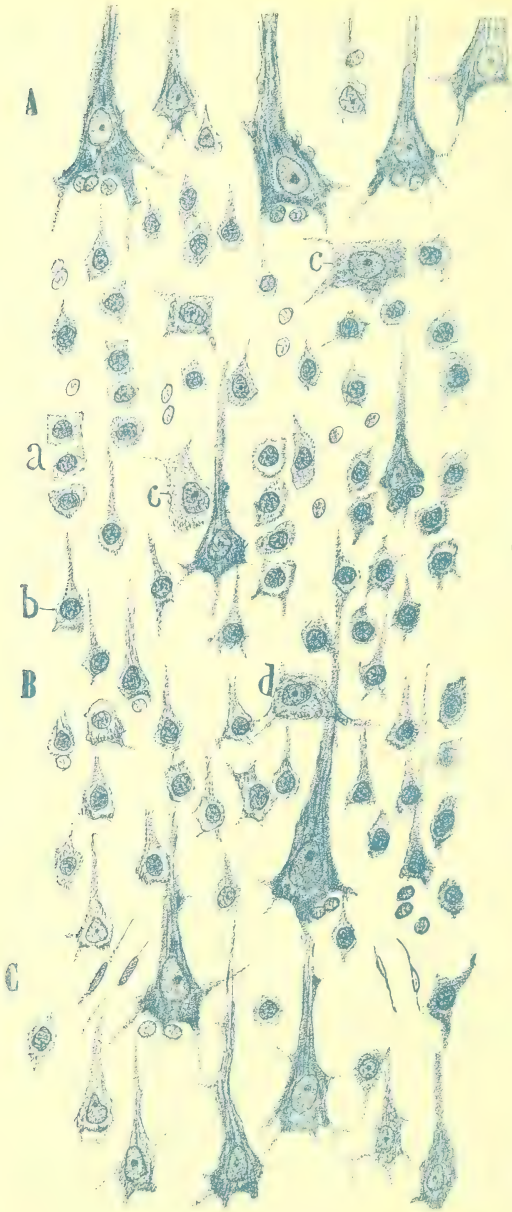


Fig. 686.—Zona de los granos de la porción media de la circunvolución parietal ascendente del hombre adulto. (Método de Nissl). Obj. 1,30, Zeiss. — A, hilera inferior de las gruesas pirámides superficiales ; B, zona de los granos ; C, zona quinta ó de las pirámides gruesas profundas ; *a*, granos pequeños poligonales ; *b*, pirámide diminuta; *c*, *d*, células estrelladas gruesas.

Sobre la disposición de las expansiones de todos estos tipos celulares, el método de Nissl nada nos enseña; para completar nuestro conocimiento de los mismos, hay que recurrir al método de Golgi, aplicado en el cerebro del niño de quince á treinta días. En las preparaciones bien impregnadas se confirma que la zona quinta alberga, en efecto, varias especies celulares, que podemos agrupar en dos categorías generales: 1.ª, células de cilindro-eje largo; 2.ª, células de cilindro-eje corto.

Células de cilindro-eje largo. — *a*) **Pirámides pequeñas.** — Tales elementos, que fueron ya mencionados por diversos autores, especialmente por Kölliker, poseen un soma diminuto que emite tres, cuatro ó más dendritas basales finas, ramificadas á no mucha distancia dentro de los límites de la zona quin-

ta ; de lo alto procede un tallo delgado, el cual, después de suministrar para esta zona alguna rama colateral, sube casi recto á la zona plexiforme, donde se divide en un corto número de finas dendritas, apenas espinosas. En cuanto al axon, que Kölliker no parece haber visto, emerge de la base del soma, desciende verticalmente cruzando las capas sexta y séptima, y llega muy verosímilmente hasta la substancia blanca, continuándose con un tubo medular fino. Nosotros no lo hemos podido seguir nunca, á causa de su longitud y delicadeza, más que hasta por debajo de la zona de las células gigantes profundas.

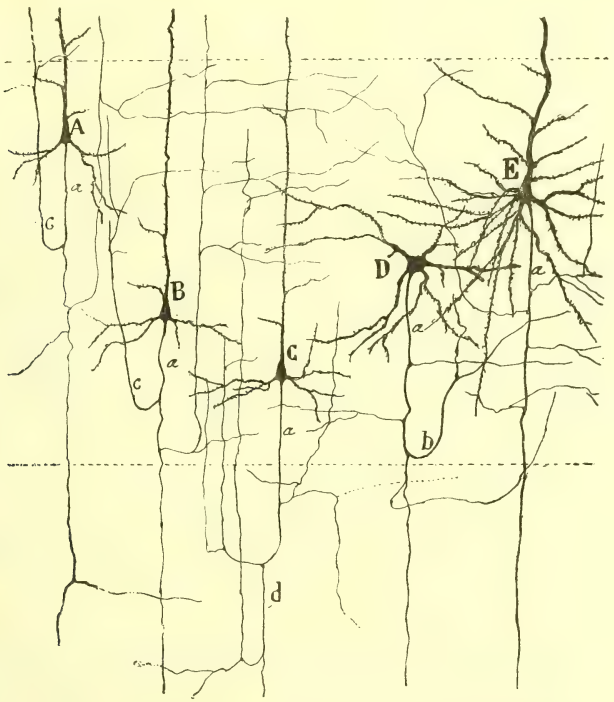


Fig. 687.—Células de axon largo de la zona cuarta tomadas de diversos parajes de la esfera motriz humana. — A, B, C, pirámides pequeñas; D, célula estrellada de axon largo; F, pirámide gruesa ordinaria ; *a*, axon ; *b*, *c*, colaterales gruesas recurrentes.

Lo más interesante de estas células es la disposición de sus colaterales nerviosas. En número de dos, tres ó cuatro, proceden tales ramas del trayecto superior del axon, y algunas de ellas, después de describir un arco de concavidad superior, se remontan á lo alto de la zona quinta y pasan quizá más allá ; acaso alcancen á la capa primera ; de todos modos, la delicadeza de su espesor y la gran complicación de los plexos nerviosos superpuestos, nos ha vedado perseguirlas completamente. En algunas células, como se veía en A, B, fig. 687, la primera colateral es tan ro-

busta que pudiera estimarse como la verdadera continuación del axon, resultando ser la fibra vertical descendente destinada á la substancia blanca una verdadera colateral. En fin, no faltan células que engendran varios arcos nerviosos, de los cuales parten tres ó más colaterales recurrentes. En tales corpúsculos, la fibra destinada á la substancia blanca, semeja á veces una colateral fina brotada de la convexidad de un arco (figura 687, C). Todas las referidas colaterales, salvo las ramas ascen-

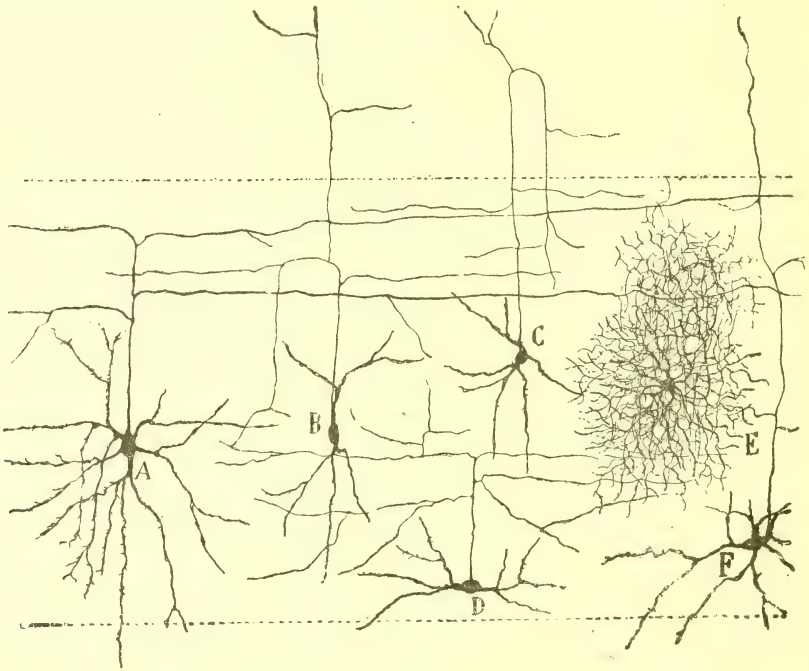


Fig. 688. — Células de axon corto de la zona cuarta tomadas de diversas localidades de la corteza motriz del niño de un mes. — A, D, células de axon ascendente, con ramas horizontales distribuídas en la zona cuarta; B, C, células cuyo axon arciforme daba ramas para la capa tercera; E, células cuyo axon subía hasta la zona plexiforme.

dentes, se distribuyen en el espesor de esta zona, así como en el piso superior de la inmediata, complicando el plexo nervioso que rodea las grandes pirámides profundas.

b) **Gruesas y medianas pirámides de tipo común.**—Semejantes elementos, cuyo número varía mucho según los territorios cerebrales explorados, no faltan nunca en la zona cuarta, coincidiendo completamente en propiedades morfológicas con las pirámides grandes de la capa precedente. Una pirámide de esta especie reproducimos en la fig. 687, E.

Células de axon corto. — Son mucho más numerosas que las de axon largo, constituyendo en muchas provincias corticales una formación tan

espesa é importante, que no sería impropio designar con su nombre al estrato cerebral en que residen. Corresponden á varios tipos, algunos de los cuales han sido ya descritos en la zona segunda.

He aquí los más comunes:

a) **Células estrelladas ó fusiformes de axon ascendente dividido en largas ramas horizontales.** — Como se ve en la figura 688, A, D, estas neuronas habitan en planos diversos de la zona cuarta afectando diferentes tamaños. Sus dendritas, divergentes y poco espinosas, se distribuyen en el espesor mismo de la citada zona, y el axon se reparte en larguísimas ramas horizontales, colaterales y terminales, algunas tan prolongadas que pueden seguirse dos y más décimas de milímetro. Del curso de tales ramas horizontales, por lo común brotan en ángulo oblícuo varias ramillas repartidas en distintos pisos de la capa quinta.

b) **Células de axon ascendente distribuído en la zona cuarta.** — En el tipo anterior las ramas terminales y colaterales del cilindro-eje no parecen salir nunca de la zona cuarta, pero en esta especie corpuscular, que puede reputarse como variedad de la anterior, el axon, sin perjuicio de emitir ramas horizontales, sube al través de la capa tercera, á la que abandona algunas colaterales, para descender otra vez á la zona de origen (fig. 688, C). En otros casos el ramito ascendente resulta ser colateral de una de las ramas de la bifurcación terminal del axon como se apreciaba en B (fig. 688).

c) **Células cuyo axon remóntase hasta la zona plexiforme y capa segunda** (fig. 688, F). — Ciertos elementos estrellados, ovoideos ó triangulares, de tamaño superior al de los anteriores, poseen un axon grueso ascendente, el cual, después de suministrar alguna rama para la zona cuarta, se ramifica en la tercera, resolviéndose en multitud de ramillas oblícuas y horizontales. En fin, en algún caso, hemos sorprendido también el arribo del cilindro-eje á la zona primera, donde se comportaba como los axones de Martinotti. Células semejantes existen asimismo en las capas segunda y tercera; pero no siempre cabe sorprender, á causa del larguísimo trayecto, la llegada de la expansión funcional á la zona primera.

En suma; aunque nuestras investigaciones no son sobre este punto suficientes, nos inclinamos á admitir en la zona cuarta diversas especies de corpúsculos de axon ascendente distribuído en diferentes alturas, los cuales podrían tomar el nombre de la zona en que preferentemente se arboriza la expansión nerviosa. Habría, pues, corpúsculos de axon ascendente destinado á la zona primera, otros con esta expansión repartida en la segunda, otros en la tercera, etc. Apresurémonos, empero, á consignar, que en casi todos estos elementos la ramificación nerviosa comprende varios estratos.

d) **Células diminutas ó aracniformes.**—Se las halla en todos los planos de la zona cuarta, no faltando tampoco en las limítrofes. En la figura 688, E, reproducimos una de ellas, en donde el axon se resolvía en un finísimo plexo nervioso ascendente.

e) **Células bipenachadas de axon resuelto en manojitos ó hebras verticales.**—Son en un todo semejantes á las homónimas de las capas superiores, por lo que no haremos de ellas descripción particular.

De todo lo expuesto, resulta que la zona cuarta ó de los granos, es un lugar intermedio de la corteza donde se concentran las células de axon corto ó de asociación intracortical. Aun las pequeñas pirámides de esta capa ostentan, por la cantidad y robustez de las colaterales nerviosas recurrentes, un sello muy significativo de células de asociación á cortas y regulares distancias.

Capa quinta ó de las pirámides grandes profundas. — En diversas provincias cerebrales, particularmente en las circunvoluciones llamadas *de asociación*, en las visuales, acústicas y motoras (circunvolución parietal ascendente), se observan una ó varias hileras discontinuas de robustas pirámides que parecen haberse dislocado de la zona tercera, emigrando á través de los granos hasta las fronteras de la capa de pirámides medianas profundas. En el paraje en que se reunen, de muy desigual amplitud en una misma circunvolución, habitan tres categorías neuronales: pirámides colosales ó células de Betz, pirámides de talla mediana y numerosos corpúsculos de axon corto.

a) **Pirámides grandes.**—Recónocense fácilmente en los preparados de Nissl, por su riqueza en husos cromáticos, forma alargada verticalmente del soma (al revés de las pirámides de la zona tercera que son anchas) y robustez de las dendritas basilares.

Aun más que por la talla, caracterízanse en los preparados de Golgi dichas células por la abundancia y longitud enorme de las dendritas basilares, que cubren ramificándose una gran área de la zona quinta y sub yacente. El tallo, á menudo bifurcado no lejos de su origen, esparce por la zona plexiforme un amplio y laxo penacho, el más extenso de todas las pirámides.

La dimensión del soma, así como la longitud de las dendritas basilares, varían con la edad, según puede verse comparando las figuras que reproducen respectivamente las células de Betz del cerebro del niño (fig. 689) y del hombre. En este último algunas de tales dendritas recorren un espacio de más de un milímetro (fig. 690).

En cuanto al axon, es robusto y emite varias colaterales (de 4 á 8 ó más), unas nacidas y ramificadas en la zona quinta, entre las pirámides congéneres, otras emanadas y distribuídas en la zona sexta, donde residen las pirámides de mediano volumen. El paradero final de la expansión

nerviosa es la substancia blanca, á donde la hemos visto llegar tanto en los cerebros de fetos del séptimo al noveno mes, como en el niño recién nacido.

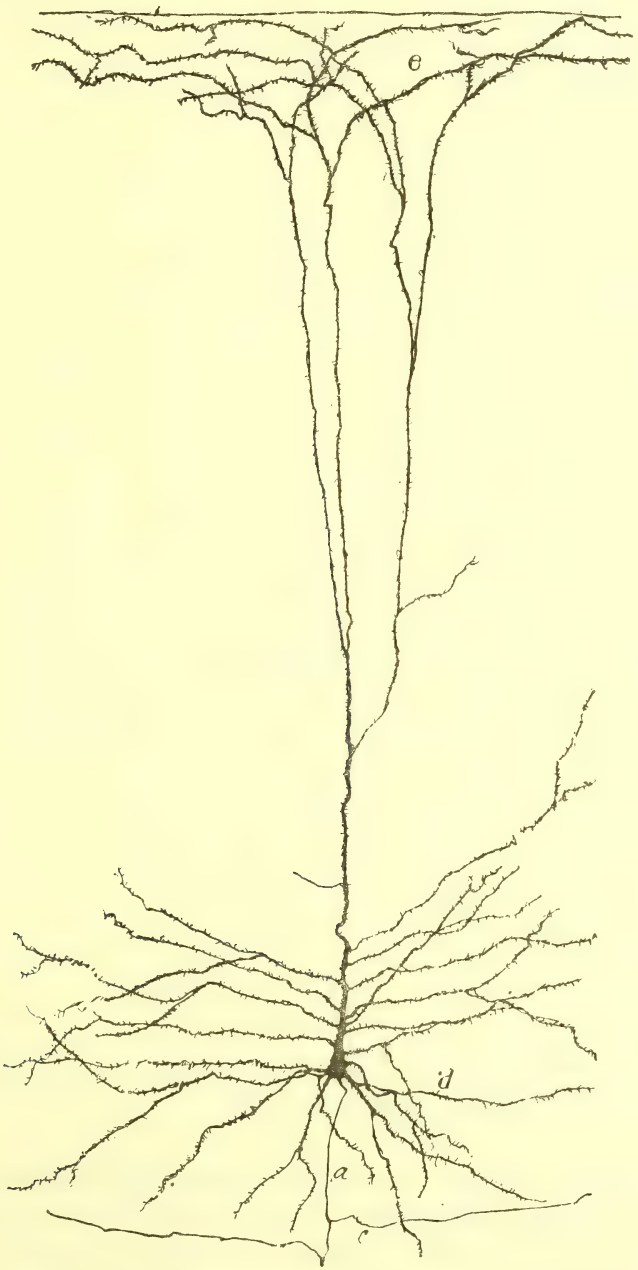


Fig. 689.—Pirámide gigante profunda de la circunvolución parietal ascendente del niño de treinta días.—*a*, axon ; *c*, colaterales; *d*, dendritas basilares largas; *e*, penacho terminal.

b) **Pirámides medianas.** — Salvo el tamaño, poseen las mismas propiedades que las anteriores.

Células de axon corto. — Afectan talla y figura variables, por lo cual es preciso distinguir algunos tipos:

a) **Célula de axon corto ascendente.** — Es bastante común, de figura estrellada, triangular ó fusiforme, y posee dendritas divergentes

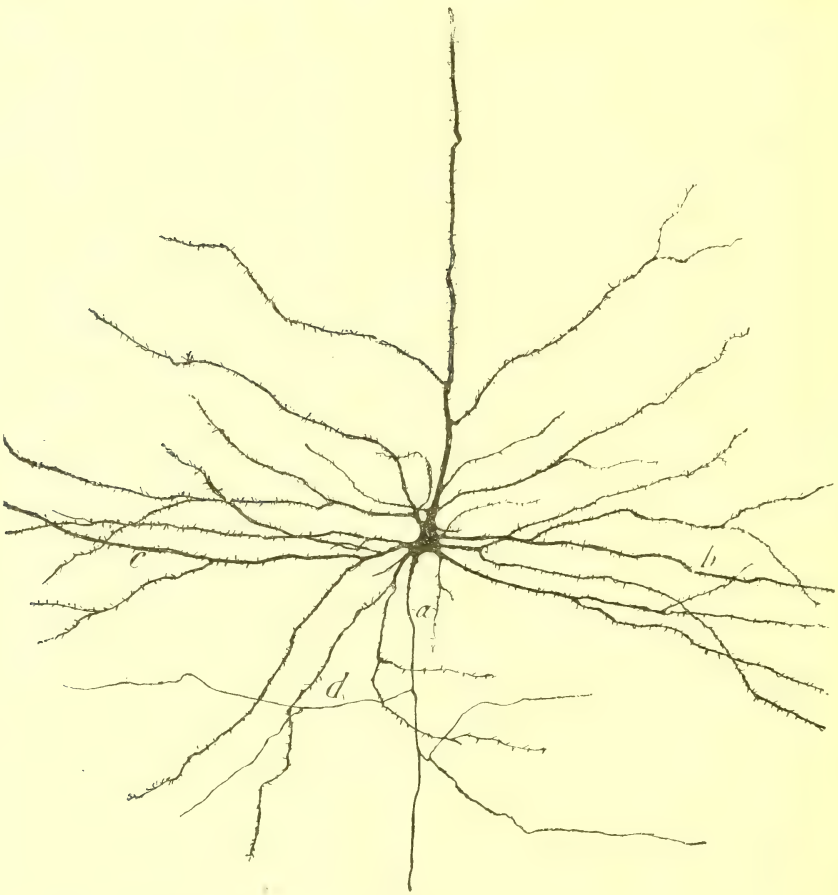


Fig. 690. — Pirámide gigante profunda de la región motriz del hombre de treinta años. — *a*, axon; *c*, dendritas que fueron seguidas más de un milímetro, y que en la figura sólo parcialmente se han copiado; *d*, colaterales.

que se ramifican dentro de las fronteras de esta zona. El axon es ascendente y se resuelve en ramitas terminales, más ó menos horizontales, distribuídas bien en el espesor de la capa sexta, bien en los planos inferiores de la quinta.

b) **Células fusiformes ó estrelladas de axon ascendente larguísimo**, extendido acaso en la zona primera.

c) **Células aracniformes y bipenachadas,** ya descritas en la zona segunda.

Zona sexta ó de las pirámides medianas y corpúsculos triangulares. —Esta zona, que corresponde á la cuarta ó de las células polimorfas de los mamíferos y á la de células fusiformes de Meynert en la corteza humana, se presenta más ó menos extensa, según las circunvoluciones es-

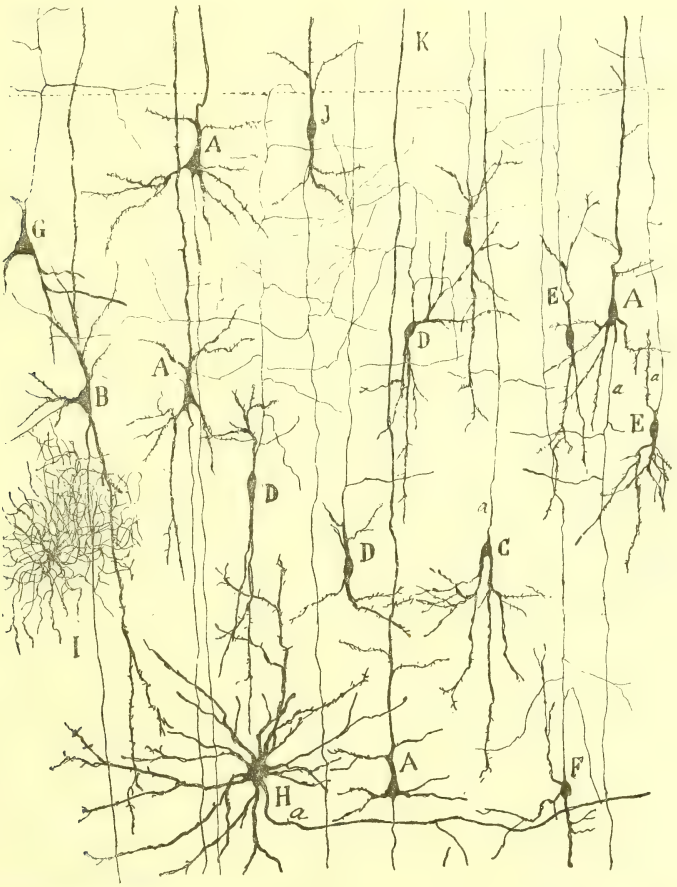


Fig. 691. — Células de la zona sexta de la parte culminante de la circunvolución parietal ascendente. Niño de un mes.—A, pirámide de tamaño mediano; B, células triangulares; C, D, F, G, células de axon ascendente; H, gruesa célula estrellada de axon transversal; I, célula aracniforme; *a*, axon.

tudiadas. En algunas de ellas se muestra casi siempre, sobre todo al nivel de las partes convexas, dividida en dos subestratos reconocibles por la diversa extensión de los plexos nerviosos intercalares. En cambio, en otras circunvoluciones se presenta como una construcción casi homogénea, autorizándonos para considerarla como una unidad de estratificación.

Los más comunes elementos de estas zonas aparecen en las figs. 691 y 692, y son, entre los elementos de axon largo: *a*) pirámides medianas; *b*) células triangulares y piramidales invertidas; *c*) células fusiformes. Entre las de axon corto figuran: *d*) elementos fusiformes y triangulares de axon ascendente; *e*) células estrelladas ó sensitivas de Golgi; *f*) corpúsculos neurogliformes ó enanos, etc.

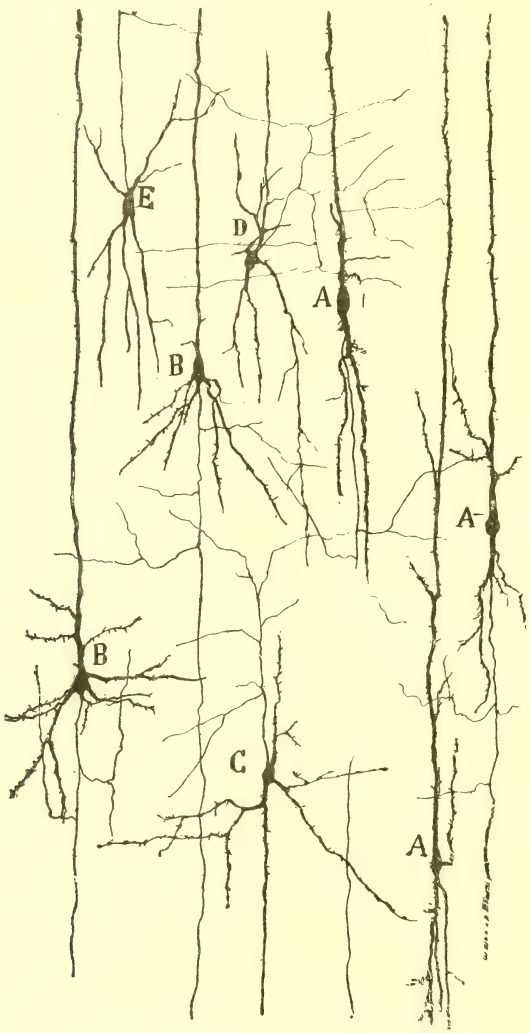


Fig. 692 — Célula de la porción media de la séptima capa.— A, células fusiformes; B, pirámides propiamente dichas; C, D, células de axon corto; E, célula de axon ascendente para las zonas altas de la corteza.

a) **Pirámides medianas.** — Recuerdan enteramente el tipo reseñado ya en otras capas cerebrales, exhibiendo: un tallo larguísimo que asalta la zona plexiforme, varias dendritas descendentes y oblícuas nacidas del soma, y, finalmente, un axon que puede perseguirse con gran facilidad hasta la substancia blanca, y de cuyo curso inicial nacen cuatro, cinco ó más colaterales, repartidas en el espesor de la zona sexta y séptima (fig. 691, A).

b) **Corpúsculos triangulares.**—Como los precedentes, poseen un tallo radial prolongado hasta la zona primera, pero se separan de las pirámides genuínas en dos rasgos importantes: en poseer, en vez de penacho inferior de dendritas, un largo tallo descendente, que se ramifica muy abajo, en el espesor de la zona séptima, y en exhibir un brazo grueso, corto, lateral, rápidamente descompuesto en un grupo de expansiones protoplásmicas (fig. 691, B).

El axon es descendente, y, como el de las pirámides, ingresa en la substancia blanca.

c) **Células fusiformes** (fig. 691, J). — En vez de los tipos piramidal y triangular, la célula de axon largo adopta alguna vez la figura en huso, con dos largas dendritas radiales: ascendente, destinada á la zona primera, y descendente, no muy larga, y generadora de un penacho de dendritas. También el axon se incorpora á la substancia blanca, después de suministrar dos ó tres colaterales.

Células de axon corto.—Corresponden á tres variedades principales, á saber : *a)* células de axon ascendente, destinado á las zonas superpuestas; *b)* células de axon corto arborizado en el espesor mismo de la zona sexta (fig. 691, D); *c)* células aracniformes ó de axon cortísimo (figura 691, I).

Entre todas estas variedades de células de axon corto, la que parece dominar es la primera. Como se aprecia en la fig. 691, E, C, F, G, yacen estas neuronas en distintos planos de esta zona, aunque suelen preferir lo alto de ella; su forma es á menudo en huso, con dos tallos, ascendente y descendente, prontamente resueltos en ramas terminales; no es rara tampoco la forma triangular (G) y la esférica semilunar (C, F). En algunos casos las expansiones ascendentes son cortas y la dendrita inferior larguísima, lo que les da ese aspecto de pirámides invertidas ya reconocido por Golgi. El axon es fino, procede frecuentemente, en armonía con la ley de ahorro de materia, de la dendrita ascendente, emite algunas colaterales para la zona séptima, y, finalmente, se pierde en las superpuestas.

Zona séptima ó de los corpúsculos fusiformes.—Debajo del acúmulo celular representado por los elementos precedentes, comienza una zona muy larga en la región axial de las circunvoluciones, mucho más corta en las porciones laterales de éstas, y abreviadísima, ó enteramente confundida con la sexta, en las porciones cóncavas. Los corpúsculos de este estrato afectan en su mayoría figura de huso y se disponen en series radiales, apartadas por gruesos haces de substancia blanca; pero obsérvanse también tal cual corpúsculo triangular, y aun piramidal, provisto de larguísimas dendritas polares. En los preparados de Nissl no es raro sorprender en torno del soma de estos elementos dos ó más núcleos neuróglicos.

En la fig. 692 hemos reproducido las células más abundantes de la zona séptima de la circunvolución parietal ascendente del niño de un mes. Obsérvanse : *a)* células fusiformes provistas: de una larga expansión radial, prolongada verosímilmente hasta la zona primera, de un tallo descendente á veces muy largo y dividido en ángulos agudos, y, en fin, de un axon descendente, del cual brotan algunas colaterales iniciales, á menudo recurrentes (fig. 692, A); *b)* células piramidales genuínas entera-

mente iguales á las de la zona precedente (fig. 692, B); *c)* células estrelladas, fusiformes ó triangulares, de axon corto ascendente, el cual se ramifica unas veces en la inmediación del corpúsculo de origen (figura 692, D), otras en plano más superior (C), otras, en fin, en zonas muy altas, que no hemos podido determinar (E).

Es verosímil que algunos de estos largos axones ascendentes correspondan á fibras de Martinotti, pues en el conejo y ratón, donde es más fácil perseguir el curso de las fibras nerviosas, la zona más profunda ó de las células polimorfas encierra constantemente corpúsculos fusiformes ó estrellados, cuyo cilindro-eje se remonta hasta la zona primera.

Las pirámides de las capas profundas (fusiformes, triangulares, etcétera), ¿envían á la primera ó plexiforme un penacho terminal? Golgi creyó notar que el tallo de las pirámides del tercio profundo de la corteza no alcanzaba jamás la capa primera, muriendo en regiones relativamente inferiores de aquélla, y á semejante dictámen nos habíamos inclinado nosotros, Retzius y Kölliker. Y con todo eso, el estudio atento de excelentes preparaciones del cerebro del gato de quince días y de la corteza visual del niño, correspondiente á partes delgadas ó cóncavas de las circunvoluciones (1), nos ha persuadido de que toda pirámide ó corpúsculo de axon largo (fusiformes, triangulares, pirámides pequeñas profundas, etc.), está representado en la zona primera por una ó varias dendritas ramificadas. La sola diferencia entre los elementos piramidales de la zona segunda, tercera, cuarta y quinta y los de la sexta y séptima, estriba en la extensión del penacho periférico, es decir, que mientras aquéllos engendran un surtidor de dendritas robustas y espinosas, éstos se concretan á unas pocas ramas delgadas y varicosas, y aun á un solo apéndice fino que cruza más ó menos oblícuamente la zona plexiforme.

Sin temor de equivocarnos, podemos, pues, formular estas dos reglas, comprobadas tanto en el hombre como en los animales: 1.ª Toda pirámide ó célula de axon largo provista de tallo radial, habite donde quiera, envía á la zona primera un penacho de dendritas ó una ramificación protoplásmica. 2.ª En su inmensa mayoría, las células de axon corto, aunque estén provistas de prolongación protoplásmica radial, no tienen representación dendrítica en la capa plexiforme.

Fibras y plexos nerviosos de la corteza cerebral.—Cuando se examina un corte de una circunvolución humana, coloreado por el método de Weigert-Pal, la substancia gris aparece cruzada por infinidad de fibras meduladas, dispuestas unas en haces verticales, ordenadas las más en plexos horizontales. Tanto los haces radiados, como los plexos paralelos, han sido perfectamente vistos y descritos por muchos autores, singularmente por Kaes, Vulpius, Edinger, Obersteiner, Botazzi, Kölliker, etc.

Para proceder con orden en la exposición de las fibras nerviosas de la substancia gris, conviene dividirlas, desde luego, en dos categorías:

(1) *S. Ramón Cajal:* Estructura de la corteza visual. *Rev. trim. microgr.*, tomo IV, 1899.

fibras *endógenas*, es decir, nacidas en células autóctonas del paraje cortical examinado; y fibras *exógenas*, ó sea las emanadas de otros focos nerviosos y terminadas libremente en la substancia gris de la corteza motriz.

Fibras exógenas.—*a*) *Sensitivas y sensoriales.*—En nuestro trabajo sobre la corteza cerebral de los pequeños mamíferos (1), señalamos la existencia de unos tubos robustos llegados de la substancia blanca, los cuales, penetrando según direcciones variadas en la gris, y trazando en su camino ascendente grandes revueltas, se terminan á favor de una arborización libre de enorme extensión, emplazada de preferencia en la mitad superficial de la corteza.

Tocante al origen de tan singulares fibras, no nos pronunciamos por entonces resueltamente; pero Kölliker (2), que confirmó la existencia de las mismas en la rata, conejo, gato y perro (*fibras de S. Ramón* de este autor), y que las vió descender hasta el cuerpo estriado, las supone de naturaleza

(1) *S. Ramón Cajal*: Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammiferes. *La Cellule*, Junio, 1891.

(2) *Kölliker*: Lehrbuch der Gewebelehre des Menschen. 6 Aufl., Bd. II, 1896, pág. 666.

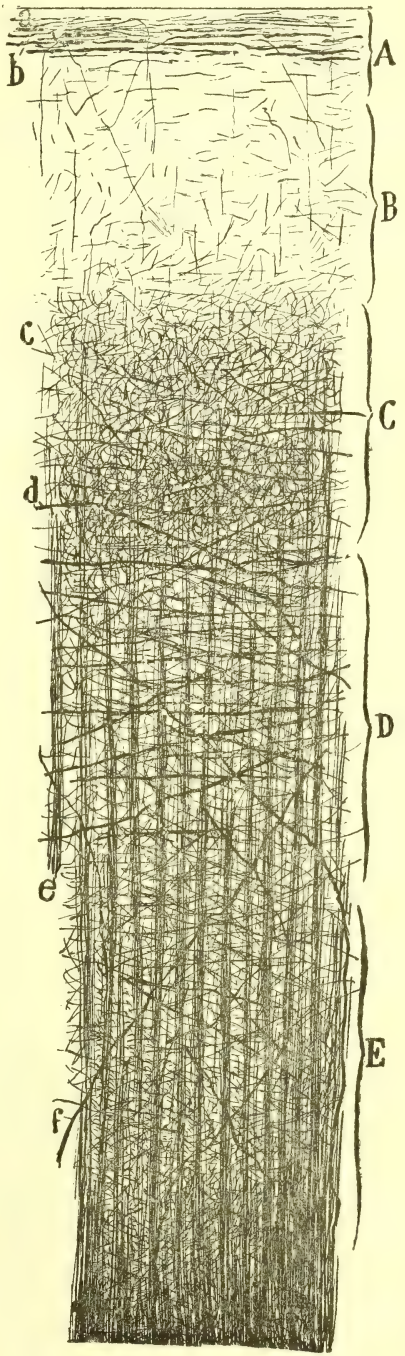


Fig. 693.—Corte de una circunvolución motriz del hombre adulto (método de Weigert-Pal).—A, zona plexiforme ó de las fibras tangenciales; B, capa de pequeñas pirámides; C, porción externa del plexo sensitivo ó estría de Gennari; D, plexo medio; E, plexo profundo; *a*, limbo submeníngeo exento de tubos medulados; *b*, fibras tangenciales; *c*, plexo fino para las pirámides medianas; *d*, fibras horizontales; *e*, haces radiados; *f*, fibras sensitivas oblícuas.

sensitiva. Habiendo vuelto á examinar las preparaciones que nos sirvieran para nuestros primeros trabajos sobre la corteza del ratón, rata y conejo, nos hemos cerciorado de que en efecto, conforme afirma Kölliker, las fibras centrípetas citadas provienen de la corona radiante, y, por consiguiente, es muy probable que representen conductores sensitivos ó sensoriales, cuyos elementos de origen residen en los focos senso-

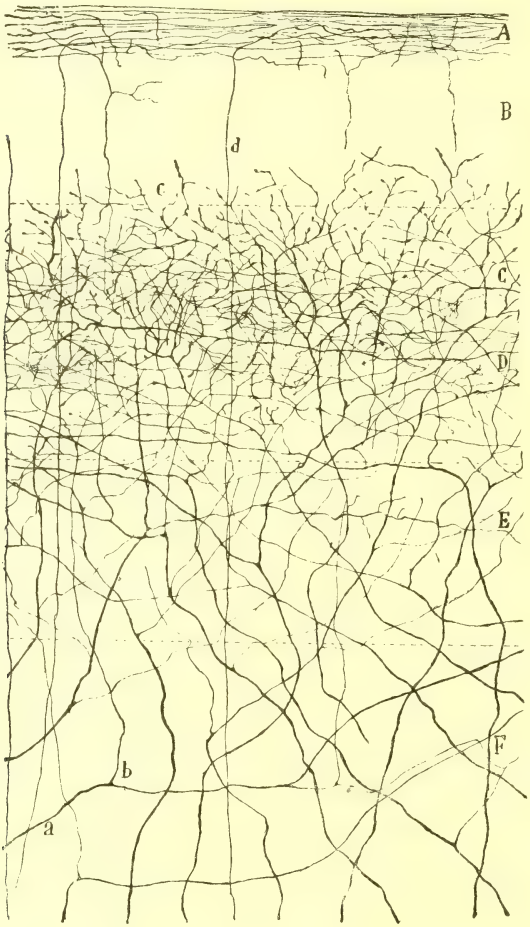


Fig. 694.—Fibras nerviosas aferentes ó centrípetas de la corteza cerebral del gato.—A, capa plexiforme ; B, zona de las pequeñas pirámides ; C y D, zona de las medianas pirámides; E, zona de las pirámides grandes; *a*, tallo de una fibra aferente.

riales del tálamo óptico. Naturalmente, cada esfera sensorial de la corteza presenta, respecto del origen y modo de terminación de dichos conductores talamo-corticales, particularidades específicas de que más adelante trataremos. Aquí limitarémonos á consignar: que los referidos tubos son más espesos que los eferentes de la substancia gris ; que suelen

bifurcarse en las zonas corticales inferiores, y que las ramas resultantes, cuyo curso es más ó menos oblícuo hacia la superficie, engendran, á favor de sucesivas ramificaciones, un plexo terminal tupidísimo extendido horizontalmente por el nivel de los estratos corticales centrales, y de modo preferente por la llamada *zona de los granos ó de las pequeñas pirámides profundas* (fig. 694, C, D).

b) Fibras de asociación homolateral.—Puesto que existen asociaciones dinámicas entre las diversas esferas corticales, debemos suponer que cada circunvolución recibe conductores nacidos en pirámides residentes en provincias apartadas del mismo hemisferio. Pero este supuesto que representa un postulado de la fisiología y anatomía patológica humanas, no ha recibido en el hombre confirmación mediante los métodos anatómicos directos (método de Golgi, etc.).

En cambio, en el conejo y sobre todo en el ratón, hemos observado muchas veces que de los fascículos de asociación intercortical, por ejemplo, del *haz arqueado y cíngulo* (vías antero posteriores de la corteza próxima á la cisura interhemisférica), proceden con frecuencia ramas terminales, las cuales ascienden á la substancia gris y se terminan, mediante arborizaciones libres, en toda la corteza y de preferencia en la zona plexiforme).

c) Colaterales de la substancia blanca.—Por analogía con lo que ocurre en la substancia blanca de la médula, bulbo y protuberancia, parece verosímil que la del cerebro presente también ramas colaterales, cuya distribución tendría lugar en la substancia gris superpuesta. Tal ocurre, positivamente, en el cerebro de los pequeños mamíferos, donde todos los haces de asociación exhiben, aunque en corto número, fibrillas colaterales. Estas son señaladamente visibles en la substancia blanca del *fascículo arqueado, cíngulo, nervios de Lancisio, corteza blanca del asta de Ammon y arranque del fornix, vías de proyección de la corteza olfativa frontal y esfenoidal*, etc. Todas estas ramas suben á través de la substancia gris, ramificándose en su camino, y abordan la zona plexiforme donde engendran, como las fibras terminales de asociación, extensos plexos nerviosos tangenciales en contacto con los penachos de las pirámides (fig. 695, *a*, *c*, *d*).

En el cerebro humano y particularmente en la substancia blanca de las circunvoluciones, las colaterales son poco numerosas, y de las que existen es imposible decidir si pertenecen á fibras de asociación, á fibras exógenas, á fibras sensitivas terminales ó á los axones de las pirámides yacentes en la corteza superpuesta. Sin embargo, nuestra impresión personal, sugerida sobre todo por el estudio de la corteza de los roedores, es que la mayoría de las colaterales brotadas de la substancia blanca, proceden de fibras de asociación.

d) Fibras callosas.—El cerebro del hombre y de los mamíferos posee

un caudaloso sistema de fibras comisurales que puede compararse con el sistema de igual nombre de la médula espinal. Tres tramos comprende esta importante formación : el *cuerpo calloso* propiamente dicho, que enlaza transversalmente la corteza de la región superior de ambos hemisferios (lóbulo frontal, parietal y occipital) ; la *comisura anterior*, que junta la corteza cerebral olfativa sensorial (corteza de sensación) ; y el *psalterio ó comisura interamónica*, que reune las esferas olfativas de asociación (asta de Ammon y territorios subordinados).

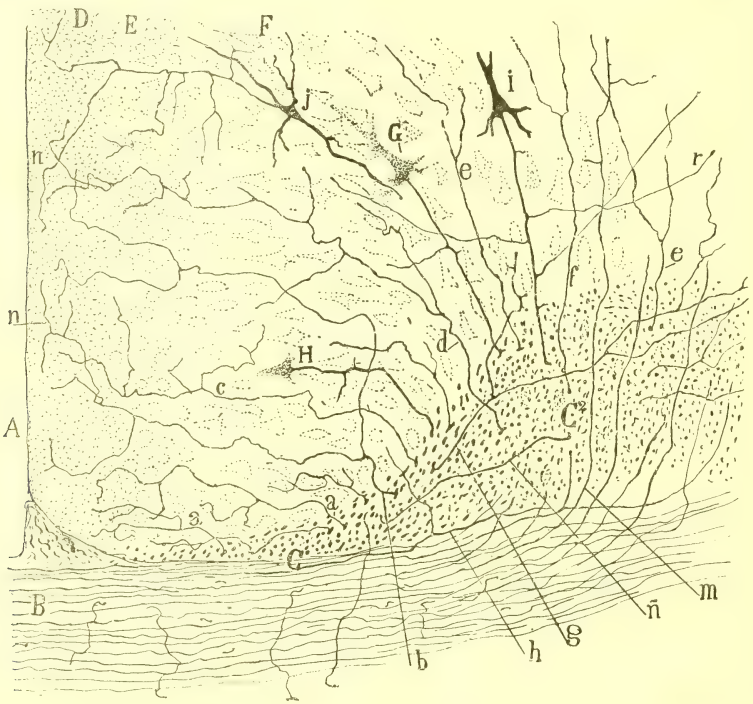


Fig. 695. — Corte transversal de la corteza interhemisférica ó fisural del ratón. — A, superficie cerebral; B, cuerpo calloso; C, capa plexiforme; E, capa de las pequeñas pirámides; F, capa de las medianas piramides ; G, pirámides gigantes ; *a*, *c*, *d*, *e*, colaterales nacidas de la substancia blanca; *m*, fibra callosa eferente; *h*, bifurcación de una fibra callosa aferente.

Nuestros estudios ya antiguos sobre el cuerpo calloso de los pequeños mamíferos, así como los efectuados en estos últimos años en las comisuras de la corteza olfativa de sensación y asociación, nos han conducido á admitir dos órdenes de conductores comisurales : *axones directos*, provenientes, por lo común, de pirámides medianas y pequeñas del opuesto lado ; y *fibras colaterales* nacidas del curso de axones de asociación ó de proyección, continuados á su vez con pirámides voluminosas contralaterales. Todas estas fibras, caracterizadas por su gran delgadez, descienden

primeramente á la substancia blanca, entrecruzándose con tubos de diversa significación, aproxímanse luego á la cavidad ventricular, é ingresan en el cuerpo calloso, dentro del cual circulan hasta cruzar la línea media y perderse en la substancia gris del hemisferio contralateral.

Problema difícil es determinar el cómo y en dónde se arborizan las fibras callosas. En el hombre y mamíferos girencéfalos, la empresa es imposible por la enorme longitud de los trayectos. En el ratón y conejo de pocos días, es dable, empero, observar, que las fibras callosas penetrantes en la substancia gris de la esfera motriz, afectan gran delgadez, poseen aspecto varicoso, y después de alguna dicotomía en ángulo agudo, acaban mediante hebras finas ascendentes que se prolongan por lo menos hasta la zona de las medianas y pequeñas pirámides. Probable parece que en el adulto esta arborización, tan sobria en animales jóvenes, se complique mucho más.

Aunque con rareza, las fibras callosas emiten durante su itinerario, alguna colateral transversal, particularidad observada por nosotros en la porción del cuerpo calloso emplazada en el ratón y conejo por debajo del *fascículo arqueado*. Tal disposición hace presumir que las fibras callosas no representan meras comisuras destinadas á enlazar territorios homotípicos y homodinámicos de ambos hemisferios, sino que constituyen conductores de asociación combinada, merced á los cuales, una excitación nacida en una esfera sensorial, de un lado es susceptible de actuar sobre varios centros del opuesto (fig. 695, *h*).

¿Cuáles son en el hombre las arborizaciones callosas? Lo ignoramos. En ciertos preparados de la corteza motriz del niño de quince días á un mes, aparece al nivel de la zona de las pequeñas y medianas pirámides, un plexo fibrilar de una riqueza extraordinaria, cuyos rasgos más interesantes son: la orientación vertical dominante de sus fibras, la pobreza de ramificaciones de éstas y la delicadeza extrema de su calibre, que no pasa en general de 0'2 de μ. Tan extremada delgadez obliga á emplear para apreciarlas convenientemente el objetivo 1'30 de Zeiss. Algunas hebras forman hacecillos verticales; otras marchan diseminadas y no faltan algunas que cruzan oblícuamente y en variedad de inclinaciones los tallos de las pirámides. Las fibrillas más altas llegan á la zona plexiforme, donde no rara vez se bifurcan ; pero estas son escasas ; la inmensa mayoría de ellas acaba en distintos planos de la zona segunda ó de las pequeñas pirámides. Cuando se persigue hacia lo profundo las referidas fibras, se las ve sumergirse en la proximidad de la capa de las células gigantes, donde pierden su curso vertical, adquiriendo trayecto flexuoso y substrayéndose á la observación. Imposible nos ha sido seguirlas hasta la substancia blanca, ni tampoco sorprender su unión con los innumerables axones cortos, distribuídos por las capas segunda, tercera y cuarta. Las fibras que más se les parecen son las constitutivas de los hacecillos verticales de la arborización de los elementos bipenachados ; pero la ausencia ó la extrema pobreza de sus ramificaciones, los distinguen al primer golpe de vista de estas últimas.

En suma, dichas hebras, cuyo origen nos parece muy enigmático, ¿no podrían representar la terminación de las fibras callosas? Cuestión es ésta cuya solución debe reservarse al porvenir.

Fibras endógenas.—Los conductores largos nacidos en las circunvoluciones, son : 1.°, *fibras de proyección ó descendentes;* 2.°, *fibras de asociación homolateral;* 3.°, *fibras callosas ó de asociación contralateral.* Los conductores cortos ó intragrises pueden distinguirse en tres categorías : 1.ª, *axones radiales semilargos*, que juntan las capas profundas con las superficiales (fibras de Martinotti, y otros tipos cuya arborización final no llega á la zona primera); 2.ª, *axones semilargos que conexionan áreas distantes de la zona plexiforme;* 3.ª, *axones cortos* destinados á relacionar, á cortas distancias y en diversos sentidos, elementos yacentes en una ó dos zonas inmediatas. De todas estas fibras hemos hablado ya al tratar de las zonas corticales ó al referir la terminación de los conductores exógenos. Aquí nos contraeremos á describir las fibras de proyección.

a) Fibras de proyección. —Así se califican los axones largos que, procediendo de las pirámides de la corteza cerebral (grandes y medianas sobre todo), bajan á la substancia blanca, cruzan los sistemas callosos y de asociación y penetran en el cuerpo estriado, para terminar en los focos grises inferiores. Flechsig había pensado que tales conductores descendentes dimanan exclusivamente de las esferas de sensación (focos corticales acústico, olfativo, visual, motriz, etc.); pero los trabajos anatomopatológicos de Déjerine, Monakow, Siemerling, en el hombre y las observaciones histológicas efectuadas por nosotros en los pequeños mamíferos, prueban, sin ningún género de duda, que las referidas fibras provienen de todas las esferas corticales, cualquiera que sea su topografía y significación funcional. Así, en los roedores, donde hemos efectuado un análisis detenido de las citadas fibras en la pluralidad de las áreas corticales, hemos hallado conductores de proyección, dirigidos hacia el cuerpo estriado, hasta en aquellos focos que, cual la *corteza interhemisférica* y *asta de Ammon*, no reciben fibra sensorial directa (véase más adelante la corteza olfativa), y procede estimar como centros de asociación ó de ideación olfativa. El llamado *fornix longus* de Forel y la *columna anterior del fornix*, representan respectivamente las vías de proyección de dichos órganos grises.

El curso intra-gris de los axones de las pirámides, ha sido ya descrito. Añadiremos no más que, según aparece claramente en los preparados de Ehrlich y de Weigert, tales fibras marchan casi rectilíneamente hacia la substancia blanca asociadas en hacecillos (fig. 693, *e*), y una vez llegadas á ésta, se pierden entre las fibras callosas y de asociación. A veces, en cuanto abordan la substancia blanca ó algo más allá, dichos axones se bifurcan, engendrando una gruesa rama con carácter de terminal, que se sumerge en el cuerpo estriado, y otra frecuentemente más fina, que se

pierde en el plano de las callosas. Un caso más común todavía, sobre el cual hemos de insistir más adelante, se presenta en los axones de proyección del ratón y conejo. En el momento en que tales fibras se acercan y aun abordan el cuerpo estriado, divídense en dos ramas : la *principal* ó descendente, que sigue su curso primitivo ganando los focos inferiores, y la accesoria ó asociativa, la cual marcha paralela á la substancia blanca, y después de un curso variable asciende á la corteza gris superpuesta, donde termina mediante arborizaciones libres.

En la substancia blanca del hombre hemos visto también bifurcaciones, pero con mucha más rareza que en los pequeños mamíferos. Esta escasez de divisiones acaso sea aparente y motivada por dificultades puramente técnicas, por ejemplo, por la imposibilidad de explorar todo el larguísimo itinerario de los axones á través de la substancia blanca. Por consecuencia de la delgadez de ésta en el ratón y conejo, las bifurcaciones y colaterales de asociación hállanse concentradas en un paraje angosto, asequible á la exploración ; mas en el hombre, pudieran dichas divisiones ocupar toda el área del centro oval, efectuándose, en armonía con las leyes de ahorro, en puntos favorables y distintos para cada fibra de un mismo foco. Sería, pues, muy de desear una exploración completa, desde este punto de vista, de la substancia blanca del cerebro humano con los métodos de Golgi y Ehrlich.

En el gato, en que hemos aplicado el procedimiento de Ehrlich (1) las divisiones y colaterales residen solamente cerca de la substancia gris, faltando en el eje de las circunvoluciones y á distancia de ésta. No olvidemos, empero, una causa de error, que no siempre hemos logrado descartar : la posibilidad de tomar una dicotomía de fibra sensitiva aferente por la división de una fibra endógena ó de proyección.

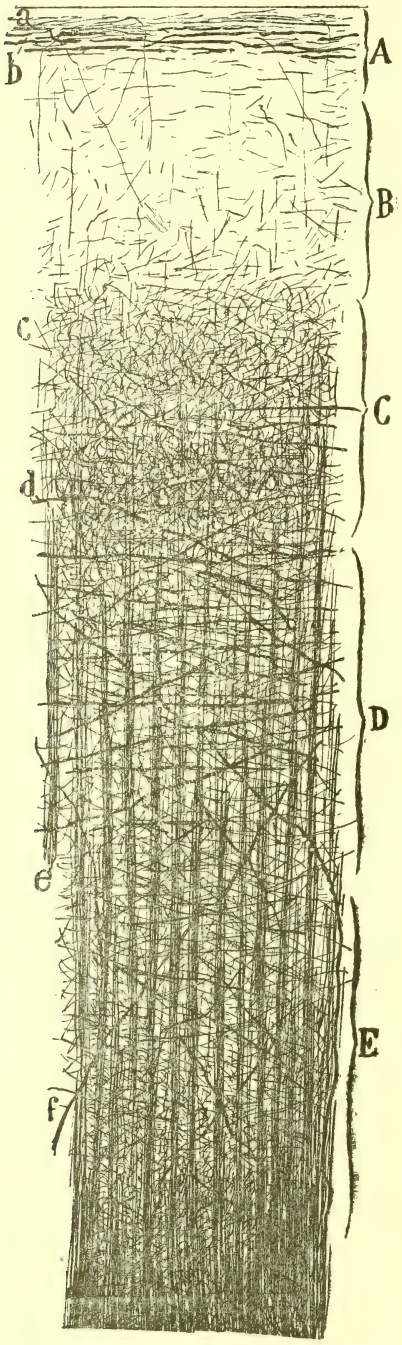
Plexos medulados de la substancia gris.—Las nociones anteriores se refieren principalmente á preparados del método de Golgi, donde se presentan por igual coloreadas las fibras meduladas y las ameduladas. Para completar este estudio, conviene ahora determinar cuáles son los tubos nerviosos cubiertos en el adulto con una vaina de mielina, y cómo se disponen éstos en las diversas capas de la substancia gris.

El examen de cortes teñidos por el procedimiento de Weigert-Pal, será, desde este punto de vista, muy instructivo (fig. 696). Adviértese desde luego la existencia en todas las capas corticales de tres clases de fibras mielínicas : *verticales ó radiadas*, *horizontales* y *oblícuas*. Pero el cuánto de estas tres categorías de conductores varía en cada zona.

Zona primera.—Presenta preferentemente fibras horizontales ó tangenciales de dos especies : *conductores finos*, algo flexuosos, especialmente localizados en la mitad profunda de la zona primera y continua-

(1) *S. Ramón Cajal.* El azul de metileno en los centros nerviosos. *Rev. trim. microgr.*, tomo I, 1896.

dos evidentemente con los axones ascendentes de Martinotti ; y *tubos gruesos tangenciales* ya vistos hace tiempo por Kölliker (1), Exner (2), y bien descritos por Martinotti (3), Botazzi, Kaes, etc., y pertenecientes en nuestro sentir, á los robustos axones de las células horizontales ó especiales de la zona primera.



Tales tubos gruesos que habitan de preferencia en el tercio medio de la zona primera, pueden repararse también en los preparados de Ehrlich (cortes tangenciales) del cerebro del gato y perro adultos (fig. 664, *b*), mostrándose larguísimos, provistos de estrangulaciones y bifurcaciones y sin tendencia ninguna á descender, circunstancia esta última que, junto con su excepcional espesor, los distingue perfectamente de las ramas horizontales de los axones de Martinotti. Naturalmente, las arborizaciones terminales de ambos órdenes de conductores tangenciales no aparecen en los preparados de Ehrlich y de Weigert, por carecer de vaina medular.

(1) *Kölliker* : Handbuch der Gewebelehre, 1 Auf.. 1852.

(2) *Exner* : Zur Kenntniss vom feineren Bau des Grosshirnrinde. *Sitzungsber. d. Kais. Akad. der Wissensch. in Wien*, 1881.

(3) *Martinotti :* Beitrag zum Studium der Hirnrinde, etc. *Intern. Monatschr. f. Anat. u. Physiol.* Bd. VIII, 1890.

Fig. 696. — Corte de una circunvolución motriz del hombre (Proceder de Weigert-Pal).—A, capa plexiforme ; B, de pequeñas pirámides ; C, de las medianas ; D, de las grandes ; E, de las medianas profundas ; *a*, fibras tangenciales ; *c*, plexo fino de la zona de pequeñas pirámides ; *d*, plexo profundo de tubos más gruesos ; *e*, haces radiados de las capas profundas ; *f*, fibras oblícuas ó centrípetas.

Inmediatamente por debajo de la *pía*, hay un delgado limbo desprovisto por completo, según ha notado Martinotti, de tubos medulares; mas en este paraje no faltan arborizaciones nerviosas finales, así como penachos protoplásmicos de pirámides, conforme se advierte en los buenos cortes de Golgi de la corteza humana. Tales plexos finos submeníngeos (véase la fig. 696) pertenecen á fibras ascendentes de Martinotti.

Finalmente, cerca de la capa segunda, los preparados de Weigert-Pal muestran á veces una condensación horizontal de fibras finas que Kaes designa *estría de Bechterew*. Esta raya falta en los animales y no es tampoco constante en el hombre.

Zona de las pequeñas pirámides.—Se hace notar por la pobreza de sus tubos medulados, que cabe distinguir en tres especies: 1.ª, verticales ú oblícuos largos, que suben hasta la zona plexiforme y representan fibras de Martinotti (fig. 696, *b*); 2.ª, verticales más finos, que descienden hasta la substancia blanca, incorporándose en las zonas profundas á los haces medulares radiados, y no son otra cosa que axones de las pequeñas pirámides, cuyo trayecto inicial carece de forro mielínico; 3.ª, fibras oblícuas finas, poco abundantes, correspondientes quizá á colaterales nerviosas recurrentes de pirámides profundas ó acaso de ramas terminales de tubos exógenos.

Zona de las medianas y grandes pirámides.—Desde el comienzo de las medianas pirámides, el plexo medular, laxo y pobre en la zona precedente, se enriquece, haciéndose de cada vez más tupido, y exhibiendo tres clases de fibras: manojos radiales, tubos horizontales y oblícuos muy espesos y un plexo medulado intersticial delicadísimo.

a) Los manojos radiales, pobres en tubos en el plano superficial de la zona de las medianas pirámides, se presentan ya bien modelados en el piso inferior de esta zona, ganando notablemente en espesor durante su tránsito por las siguientes, hasta que se pierden y disgregan en la substancia blanca (fig. 696, *e*). Constan de axones de pirámides pequeñas y medianas, á las que se añaden inferiormente robustos cilindro-ejes de las pirámides gigantes y otros menos espesos de corpúsculos fusiformes y triangulares de las zonas sexta y séptima. Los preparados de Ehrlich (gato y perro) revelan en estos tubos numerosas estrangulaciones de las que emana alguna colateral.

b) Los gruesos tubos horizontales y oblícuos son escasos, y después de un curso variable se tornan descendentes, continuándose con recios conductores llegados de la substancia blanca. Semejantes fibras, que se distinguen bien gracias á su diámetro inusitado y á su curso oblícuo de los axones de las pirámides, representan los tallos y ramas principales de conductores exógenos verosímilmente procedentes de los focos sensoriales talámicos. Sus principales ramas y dicotomías coloréanse muy bien en los preparados de Ehrlich (fig. 696, *f*).

c) En cuanto al delicado plexo intersticial, en el cual destacan por claro los somas de las pirámides (fig. 696, *c*), nuestros estudios prueban que no es otra cosa que el conjunto de las ramas preterminales finas de las citadas fibras sensoriales. La comparación de dicho plexo medulado con el ofrecido en igual paraje con los preparados de Golgi del niño de pocos meses (esfera motriz y visual), es bajo este respecto muy demostrativo.

Zonas profundas.— Desde la capa de las células piramidales grandes externas hasta la substancia blanca, la urdimbre de las fibras meduladas ofrece casi igual aspecto. Toda esta ancha faja gris se compone : de un plexo intersticial tupido formado por tubos medulados, horizontales y oblícuos, en donde destacan, de trecho en trecho, tal cual fibra voluminosa sensorial exógena ; y de los ya descritos haces radiados ó manojos de axones piramidales. La inmensa mayoría de aquellas fibras horizontales ú oblícuas corresponden verosímilmente á las colaterales de los axones piramidales.

Para terminar con el estudio de los plexos de la substancia gris, hagamos notar que los preparados de Weigert-Pal no dibujan sino una parte insignificante de las ramificaciones nerviosas. Cotejando dichos cortes con las impregnaciones completas del cromato de plata, se deduce fácilmente que carecen de mielina muchos axones cortos (células enanas, bipenachadas, corpúsculos de Golgi pequeños), así como las últimas ramillas de las arborizaciones de los largos. En cambio, los cilindros-ejes endógenos semilargos (células de Martinotti, horizontales grandes de la capa primera, células, elementos de axon ascendente ramificado en las capas segunda y tercera, etc.), poseen, por lo menos al nivel del tallo y ramas iniciales, un forro medular.

Neuroglia de la corteza cerebral.—En la substancia gris de las circunvoluciones encuéntranse los dos tipos de neuroglia ya descritos en la parte general de este libro; el de cortas y penniformes radiaciones ó células de la substancia gris, y el de larguísimas y lisas radiaciones ó células de la substancia blanca.

Células de largas radiaciones.—Hállanse esparcidas por la substancia blanca, respondiendo por completo al tipo descrito en la parte general de este libro. No obstante, algunas de estas células se corren algo por la substancia gris, invadiendo la zona tercera.

En la capa primera, hállase también una variedad de estos corpúsculos señalada por Martinotti y bien estudiada por Retzius y Andriezzen. Como se ve en la fig. 697, *A*, trátase de un corpúsculo espeso residente debajo ó á corta distancia de la *pía*, y del cual brotan ramas cortas ascendentes ú oblícuas, terminadas en la superficie cerebral, y un penacho de ramas descendentes, ásperas y vellosas en su trayecto inicial, pero finas y rectilíneas después, las cuales bajan indivisas á través de la zona

primera, terminándose al parecer en distintos niveles del espesor de la segunda.

Células de cortas radiaciones. — Son numerosísimas, residiendo en toda la substancia gris, incluso la capa primera, donde abundan notablemente, según han probado Retzius, Andriezzen y Cajal.

En la fig. 697, B, D, que reproduce la neuroglia de un niño de dos meses, las células residentes en la capa primera, exhiben todavía una orien-

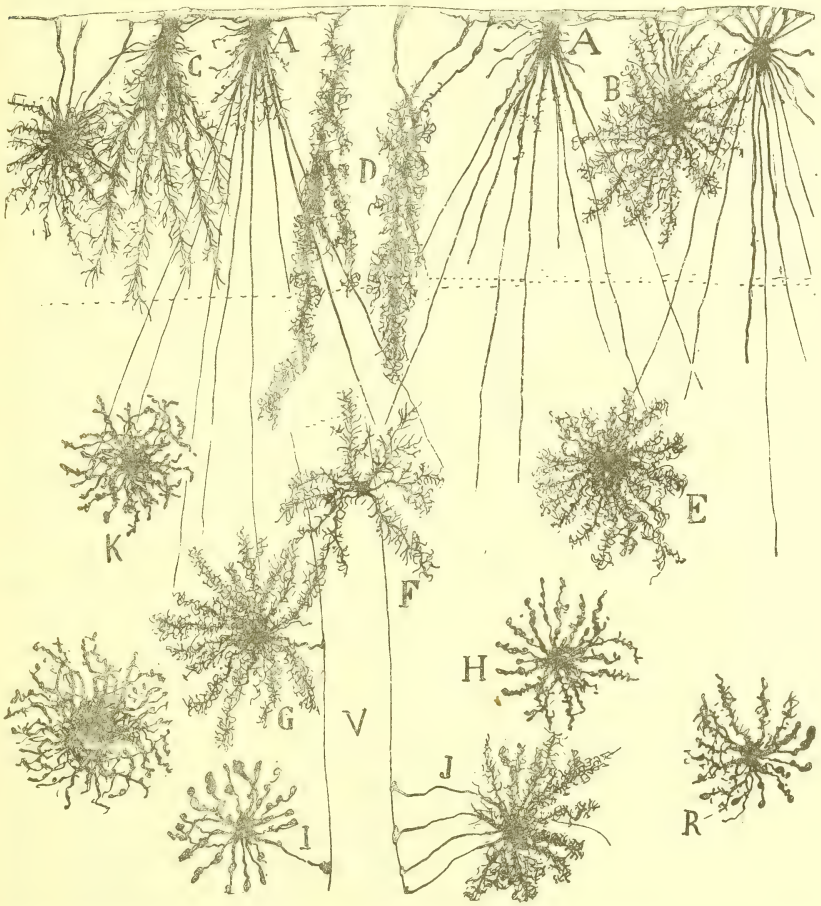


Fig. 697.—Neuroglia de las capas superficiales del cerebro del niño de dos meses.—A, B, D, células neuróglicas de las capas plexiformes; E, F, R, etc., células neuróglicas de las capas segunda y tercera; V, vaso sanguíneo; J, I, neuroglia con pseudopodos vasculares.

tación radial, y ramas periféricas terminadas bajo la *pía*, rasgos embrionarios destinados á desaparecer ulteriormente. Entre los residentes en la capa plexiforme, son muy interesantes, los corpúsculos en cometa y los fusiformes vellosos, comparables al *boa* de las señoras y de quienes ha dado Retzius excelentes dibujos (fig. 697, D).

Los residentes en capas más profundas pueden ser independientes; pero en su mayor parte envían, según demostraron Golgi, Cajal, Andriezzen, Retzius, Kölliker, etc., piés de inserción, á los capilares y pequeños vasos arteriales y venosos. (Véase el primer tomo de este libro).

Lo característico de la especie de cortas radiaciones es, sobre todo, la infinidad de apéndices ramificados, como esponjosos, comparables á la borra de algodón, de que está cubierta en toda su extensión cada prolongación radiada. Merced á tales expansiones, gran parte de la substancia gris aparece recorrida por un tupido plexo neuróglico, en cuyos resquicios tubuliformes residen las dendritas y fibras nerviosas, que caminan libres solamente en aquellos parajes en donde se establecen contactos ó articulaciones nerviosas protoplásmicas.

Atendiendo á la longitud y complicación de las vellosidades ó apéndices colaterales, distínguense varias especies de células neuróglicas: corpúsculos cubiertos de finos, largos y muy ramificados apéndices: elementos de apéndices menos desarrollados y como retraídos, reduciéndose á simples excrecencias ó grumos irregulares (fig. 697, K, R); células, en fin, cuyas vellosidades han desaparecido del todo, mostrando radiaciones desnudas, pero recias y notablemente varicosas (fig. 697, I). Elementos hay en donde ciertas expansiones exhiben vellosidades arborescentes como musgosos, en tanto que otras más cortas y retraídas se presentan desnudas y como arrosariadas (R). Todas estas modalidades de la arborización neuróglica, ¿representan estados fisiológicos de unas mismas células, ó diversos grados de alteración post-mortem? Lo ignoramos: lo único que podemos decir, es que dichas variantes morfológicas, que recuerdan las fases amibóideas de los leucocitos y los estados alternativos de contracción y relajación de los cromatóforos de muchos animales, se encuentran constantemente en una misma circunvolución, y hasta dentro de áreas grises muy limitadas.

Finalmente, entre los elementos neuróglicos más interesantes, cuéntanse los pericelulares ya mencionados en la primera parte de este libro (fig. 53). La mayoría de las pirámides y no pocas células de axon corto, poseen células satélites de neuroglia, cuyas expansiones rodean una parte del soma, y el cono de origen del axon. El sitio de preferencia es la base del cuerpo celular, en el golfo resultante entre el cilindroeje y las dendritas basilares. Mas no faltan tampoco en los lados del tallo radial.

Tan curiosa disposición, sobre la cual hemos llamado la atención en otro trabajo (1), ¿no tendría por objeto, supuesta la misión aisladora de

(1) *S. R. Cajal*: Sobre las relaciones de las células nerviosas con las neuróglicas. *Rev. trim, micrógr.*, tomo I, 1896.

— Véase también: Algo sobre la significacion de la neuroglia. *Rev. trim. micr.*, tomo II, 1897.

la neuroglia, impedir los contactos eventuales del soma y origen del axon con dendritas y ramificaciones nerviosas inmediatas, con las cuales no deben contraer conexiones?

Conexiones de los elementos de la corteza gris. — Hé aquí un tema difícil de que sólo cabe hacer actualmente un estudio muy somero y fragmentario, á causa de la extraordinaria complejidad de los plexos de las capas corticales y de la multiplicidad de conexiones contraídas por cada pirámide con sus compañeras de región y con sus homónimas de otras esferas cerebrales. Añadamos, además, que en el cerebro no existen, como en el cerebelo, segmentos neuronales dispuestos en zonas ó fajas en contacto con un orden determinado de tubos nerviosos, sino que las fibras aferentes y endógenas terminales se entremezclan y parecen tocar indiferentemente todas las partes de las pirámides; y que á pesar de los análisis porfiados de estos últimos años se ignora todavía la extensión y conexión precisa en el adulto de muchos conductores endógenos, tales como las colaterales de los axones de las pirámides, las arborizaciones de muchas células de axon corto, etc., y se tendrá una idea aproximada de cuán árduo y prematuro es todavía nuestro empeño en averiguar la marcha posible de las corrientes á través del inestricable dédalo de neuronas de axon largo y corto constitutivas de las circunvoluciones cerebrales.

Téngase, pues, lo que vamos á exponer como una conjetura racional fundada sobre el precario estado actual de nuestros conocimientos tocante á la textura cortical, de ninguna manera como una fórmula arquitectónica y dinámica definitiva.

Tres segmentos comprende el arco sensorio-motor de la corteza : la fibra sensorial ó aferente, venida del tálamo y representante de la puerta de entrada de las corrientes; la fibra motriz ó axon de las pirámides, constitutiva de la vía de salida de los impulsos cerebrales, y el arco nervioso intercalar de la substancia gris, formado por una cadena complicadísima de neuronas intermediarias. De estas tres partes, las dos primeras, es decir, las vías de recepción y emisión son bastante bien conocidas ; no así el arco neuronal que enlaza los extremos de ambas vías, y que probablemente encierra infinidad de caminos de muy diferente longitud y recorrido, y actualmente indeterminables.

Cuando se examina un preparado bien teñido de la corteza sensorial humana (método de Golgi), adviértese que las fibras aferentes ó sensoriales forman extensos plexos, dentro de los cuales se comprenden tanto pirámides como una infinidad de neuronas de axon corto y de axon semilargo. El cauce único representado por la fibra aferente se descompone, pues, en una infinidad de cauces secundarios, que recorren, según radios variables, casi toda la substancia gris de los hemisferios. Estos cauces, que pueden considerarse esquemáticamente como arcos de variable ex-

tensión tendidos entre los conductores de entrada y de salida, son verosímilmente los siguientes:

Arco breve ó principal.—Está representado por dos neuronas: la sensorial talámica, cuyas son las arborizaciones nerviosas intracerebrales, y las pirámides gigantes y medianas, generadoras de la vía piramidal ó de los movimientos voluntarios. La conexión se establece entre las citadas arborizaciones sensoriales y el soma y tallo principal de las neuronas piramidales. A favor de este breve camino, el impulso sensorial se transformaría rápidamente en movimiento reflejo.

Esta comunicación de corriente no es individual, sino colectiva; es de cir, que se efectúa entre un grupo de fibras aferentes y una pléyade mucho más numerosa de neuronas de proyección. La avalancha de conducción crece todavía al descender la corriente por los axones piramidales, toda vez que una parte del impulso derivará por las colaterales nerviosas, las cuales interesarán en la conducción á otras neuronas homólogas del mismo estrato. Probablemente, esta conexión colateral tiene lugar por contacto inicial entre la arborización final de las colaterales y las dendritas accesorias del soma y tallo de los elementos inmediatos.

Arco intragrís con intercalación de células de axon ascendente.—Una buena parte de las arborizaciones sensoriales entra también en contacto con esas células llamadas granos (pirámides pequeñas de la zona cuarta, corpúsculos estrellados), la mayoría de las cuales está provista de axon ascendente, conexionado con los penachos piramidales en la zona plexiforme, ó al menos de importantes colaterales recurrentes que contraen análogas relaciones. El impulso transmitido á los referidos elementos abordará en definitiva grupos de pirámides situados dentro de la misma circunvolución, pero á gran distancia del territorio de arborización de los conductores sensoriales.

Arco intragrís con intercalación de las células especiales ú horizontales de la capa primera.—El arco anterior, que comprende, por lo menos, tres neuronas (sensorial talámica, célula de axon semilargo ascendente y pirámide alejada), puede ampliarse más por la intervención de otras células intercalares: las grandes horizontales de la zona primera, las cuales recibirían la excitación de las arborizaciones terminales de las fibras de Martinotti mediante el soma y larguísimas dendritas, y la conducirían á penachos de pirámides residentes á gran distancia dentro de la circunvolución, ó acaso fuera de los límites de ésta.

Arco intragrís interfocal. — Entre las neuronas piramidales en contacto con las susodichas arborizaciones centrípetas ó sensoriales figuran muchas pirámides medianas y pequeñas, cuyo axon no ingresa en la vía piramidal, sino que, después de recorrer la substancia blanca, se termina en los focos de asociación del mismo hemisferio. Aquí el arco se amplía notablemente, y el resíduo sensorial, posiblemente de naturaleza conme-

morativa, podrá conservarse en estado latente en el nuevo centro, para descargar ulteriormente por las neuronas ideomotrices de éste.

Arco interhemisférico. — Lo que dejamos dicho de las células de asociación debe atribuirse también á las callosas. El impulso recolectado por pirámides, cuyo axon, ya directa, ya indirectamente (mediante colateral) constituye el cuerpo calloso, será propagado á los territorios de asociación del hemisferio contralateral, donde podrá igualmente permanecer en estado latente ó descargar en seguida por las correspondientes neuronas ideomotrices.

Papel desempeñado por las células de axon corto.— Diversos autores, entre ellos Monakow, han defendido la opinión de que las células de axon corto representan vías cortas de asociación ó propagación dentro de la substancia gris. Según Monakow, este oficio sería indispensable para el funcionamiento de la substancia gris, dado que jamás las arborizaciones sensoriales ó aferentes tocarían á los corpúsculos de axon largo, sino que se terminan exclusivamente sobre el soma y dendritas de las células de Golgi, á cuyo axon ramificado incumbiría la obligación de transmitir el impulso á las neuronas del tipo motor. Parecido dictamen, aunque sin el exclusivismo de Monakow, habíamos emitido hace tiempo nosotros, considerando que, si dichas células de Golgi no son el paraje único de terminación de las fibras centrípetas, representan al menos una de las conexiones de éstas, subsistiendo, por tanto, la posibilidad de que las corrientes recolectadas por el soma y dendritas de tales elementos, se transmitan á neuronas de axon largo yacentes á no mucha distancia.

Pero sin rechazar actualmente este parecer, nuevas observaciones efectuadas en la corteza gris del hombre y de los mamíferos, así como en la corteza cerebelosa, cuerpo estriado y tálamo óptico, nos han persuadido de que el principal oficio desempeñado por las células de axon corto, no es meramente distributor, sino otro actualmente indeterminable. Que el cometido de dispersar corrientes y enlazar los cabos del arco sensitivo-motor no es el esencial, lo persuaden los siguientes hechos:

1.° En los vertebrados inferiores el empalme entre la neurona motriz y sensitiva, se hace directamente sin corpúsculos intercalares de axon corto. Aun en los mamíferos faltan ó son escasísimas tales células en la médula y bulbo, lo que indica que su concurso no es necesario para el cierre del arco sensitivo-motor y la transmisión de las corrientes por la substancia gris.

2.° Las citadas células se encuentran aun en órganos donde la difusión de la excitación, lejos de ser conveniente, parece altamente perjudicial. Por ejemplo: en la retina, según expusimos ya al tratar de esta membrana, existen corpúsculos de este género (células horizontales pequeñas y grandes), situados al nivel de la zona plexiforme externa, precisamente en el paraje en el cual entran en contacto los conos y baston-

citos con los corpúsculos bipolares. Si estos corpúsculos de axon corto estuvieran constantemente intercalados entre los dos factores de la articulación nerviosa, el efecto fisiológico sería perturbar ó impedir la función especial de cada punto retiniano.

3.° Se conocen, según resulta de nuestras recientes investigaciones sobre la corteza cerebral, corpúsculos de axon corto tan pequeños y provistos de una arborización nerviosa tan exígua y próxima á la célula de origen, que no es posible otorgarles ninguna eficacia como agentes de difusión de las corrientes. Y aunque dichos elementos yacen en el cere-

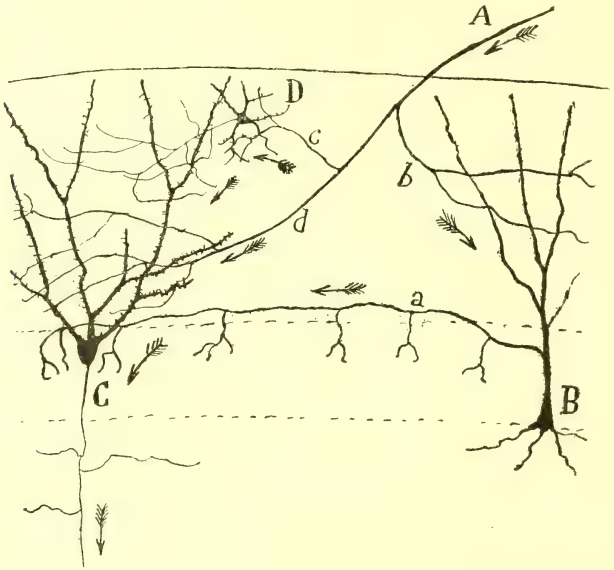


Fig. 698.—Esquema de las conexiones de las células de la fascia dentada.—A, fibra nerviosa aferente; B, corpúsculo de axon corto terminado en torno de los granos; C, grano; D, pequeño elemento de axon corto; *b*, *c*, *d*, ramas de la fibra aferente.

bro y cuerpo estriado en parajes donde se ramifican fibras aferentes ó sensitivas, las arborizaciones de éstas son inconmensurablemente más extensas que las dendritas de tales corpúsculos.

4.° No se conoce ningún ejemplo de células de axon corto que reciban fibras nerviosas especiales ni que se conexionen exclusivamente con una categoría particular de elementos de axon largo; siendo de notar que las terminaciones nerviosas de que toman corrientes son siempre comunes á las células de axon largo. Además, los corpúsculos con quienes establecen contacto por sus arborizaciones nerviosas, poseen constantemente enlaces más importantes y directos con tubos nerviosos aferentes. Por donde se ve que el circuíto recorrido por el impulso nervioso en los elementos de axon corto, constituye una revuelta inútil, toda vez que la misma

conmoción nerviosa dispone, para llegar á su destino, de otra ruta de igual sentido, pero mucho más breve y natural.

En la fig. 698, A, *c*, *b*, mostramos un ejemplo de la revuelta, al parecer inútil, descrita por las corrientes aferentes al recorrer las células de axon corto. Innumerables casos de este género nos presenta el cerebro. Todo lo cual sugiere la conjetura de que las células de axon corto, sin perjuicio de ejercitar otras actividades, son *condensadores ó acumuladores de energía nerviosa*. No conociéndose bien la naturaleza del movimiento nervioso, resulta difícil comprender cómo tales elementos aumentan la energía de las descargas. Con la mira, no de explicar, sino de imaginar el mecanismo de su acción, podrían compararse dichas células á condensadores eléctricos, ó á baterías de pilas dispuestas en tensión y unidas por sus polos extremos á conductores (aferente y eferente) de gran longitud. La llegada de la corriente por una fibra centrípeta provocaría la descarga de las células de axon corto, la cual contribuiría á aumentar la tensión de los impulsos que corren por la cadena de los corpúsculos de axon largo. La cantidad de energía latente transformada así en fuerza viva, dependería de la intensidad de la conmoción recibida. En todas las acciones nerviosas que se realizan mucho tiempo después de las excitaciones de origen exterior (memoria, ideación, juicio, etc.), las referidas células irían cediendo sus reservas dinámicas, hasta que, agotadas, sobrevendría la fatiga (1).

Apuntes históricos sobre la estructura de la corteza.—La primera descripción algo precisa de la corteza cerebral del hombre, la debemos á Meynert (2), quien atribuyó á casi todas las circunvoluciones, exceptuando la ínsula, la punta del lóbulo occipital y el asta de Ammon, un tipo estructural de cinco capas, á saber: 1.ª capa, ó de las escasas y pequeñas células; 2.ª capa, ó de las pirámides pequeñas apretadas; 3.ª capa, ó de las grandes pirámides (formación de Ammon); 4.ª capa, ó de los pequeños y apretados elementos (formación granular), y 5.ª, la capa de las células fusiformes. El dibujo que, en apoyo de esta división, presenta Meynert es muy expresivo, correspondiendo á la tercera circunvolución frontal; en él faltan, sin embargo, los corpúsculos gigantes profundos; acaso escaparon á la sagacidad de este sabio.

Con leves variantes, las ideas de Meynert sobre la estratificación de la región motriz y zonas de asociación (entonces no distinguidas), han sido acogidas y confirmadas por Schwalbe, Krause, Henle, Obersteiner, etc.

En realidad, nuestro conocimiento de la estructura cortical no avanzó algo hasta la aparición del trabajo de Betz (3), quien señaló, como ca-

(1) Esta opinión ha sido expuesta detalladamente en nuestro trabajo titulado: Significación funcional de las células nerviosas de axon corto. *Trab. del Lab. de Invest. biol.*, vol. I, 1902.

(2) *T. Meynert*: Manual de Stricker.—Vom Gehirne der Säugethiere, p. 704.

(3) *Betz*: Ueber die feinere Struktur der menschlichen Gehirnrinde, *Centralblatt f. die med. Wissensch.*, n. 11, 12, u. 13, 1881.

racterística de la región motriz, la existencia, al nivel de la capa 4.ª de Meynert, de unas pirámides gigantes, ausentes en el resto de la corteza. Dichas células, cuyo asiento preferente es el área extendida por delante de la cisura de Rolando, poseerían función motriz, en tanto que las habitantes en la porción posterior de los hemisferios la tendrían sensitiva ó sensorial. De esta suerte quedaba reducido el cerebro á dos polos, motor y sensitivo, al modo de la substancia gris de la médula, donde también, según creía Betz, el asta anterior es motriz y la posterior sensitiva.

Las citadas células voluminosas fueron confirmadas por Bevan Lewis (1), para quien estos elementos reemplazan en la corteza motriz la formación granular de Meynert. En las demás regiones del cerebro no faltan en absoluto las células de Betz, pero son mucho más reducidas (*ganglionic cells* de Lewis), morando al nivel de la zona cuarta ó por debajo de ella.

La aparición en la arena de la investigación, de un método nuevo y de un observador tan perspicaz como Golgi, impulsó notablemente el conocimiento de la textura de la substancia gris. Como es bien sabido, Golgi hizo en su obra fundamental (2) un estudio importante sobre la estructura cortical. En esta descripción, después de señalar la existencia de tres tipos de células nerviosas esparcidas por la substancia gris (células piramidales, fusiformes y globulosas), divide la corteza en tres zonas ó tercios, *superficial*, *medio* y *profundo*. Los dos primeros, hállanse compuestos de células piramidales y, el último, de células globulosas, poligonales é irregulares, dispuestas en varias direcciones. Las células de los tercios medio y externo envían á la superficie un tallo protoplásmico ; mientras que las del tercio profundo poseerían expansiones generalmente no radiadas y nunca prolongadas hasta el estrato submeníngeo. Del paradero de los axones, da Golgi pocos informes ; á parte el descubrimiento fundamental de las colaterales nerviosas, el sabio de Pavía, nos dice solamente que el axon de muchas pirámides se dirige, ya hacia la substancia blanca ya hacia la periferia ; pero ni en el texto ni en las láminas anexas, se demuestra la continuidad de dichos axones con tubos de dicha substancia.

Entre la corteza motriz y la occipital (circunvolución occipital superior que corresponde probablemente al cerebro de asociación), no halla Golgi más diferencia que la presencia, en el estrato profundo (tercio inferior) de esta última región, de mayor cantidad de células pequeñas globulosas.

Del examen de las figuras que ilustran el trabajo de Golgi, resulta que han escapado á la atención de este autor, acaso por defecto de impregnación, los estratos más profundos de la substancia gris, singularmente la zona de las células piramidales gigantes profundas, capa de los granos, y la de los corpúsculos fusiformes (capa quinta de Meynert).

(1) *Bevan Lewis :* Researches on the comparative structure of the Cortex cerebri. *Phyl. Trans.*, 1880.

— *Bevan Lewis y Clarke :* The cortical lamination of the motor area of te brain. *Proceedings of the Royal Society.*, vol. 28.

(2) *Golgi*: Sulla fina Anatomia degli organi centrali del sistema nervoso. Milano, 1886.

A Martinotti (1), un discípulo de Golgi, debemos algunos detalles interesantes de la neuroglia de la capa primera, y sobre todo la demostración de que algunas células de la substancia gris poseen un axon ascendente, el cual se ramifica en la zona plexiforme.

El atractivo é interés excepcionales con que brinda el estudio de la corteza cerebral, y los resultados regularmente satisfactorios que nosotros habíamos conseguido en el análisis histológico de la médula cerebral y cerebelo (2), nos llevaron en 1890 á investigar la corteza motriz de los pequeños mamíferos (ratón, conejo de Indias y conejo común). Fué entonces nuestro propósito llenar en lo posible las lagunas que Golgi había dejado en sus fecundas exploraciones, particularmente las relativas á la marcha y modo de terminación de los cilindros-ejes. Para mejor dominar las grandes dificultades inherentes á tales observaciones, escogimos fetos de pequeños mamíferos ó animales recién nacidos. Fruto de nuestra labor fué por entonces la demostración : 1.°, de las células nerviosas de la capa molecular ó plexiforme, en sus diversos tipos ; 2.°, de la continuación con fibras de la substancia blanca de muchos axones de pirámides pequeñas, medianas y grandes ; 3.°, de la terminación libre de las colaterales en la substancia gris ; 4.°, de la bifurcación de muchos axones al llegar á la substancia blanca ; 5.°, del origen de muchas fibras callosas ; 6.°, de la penetración en el cuerpo estriado de los axones de las pirámides ; 7.°, de la existencia de gruesas fibras centrípetas ó ascendentes ramificadas en la substancia gris ; 8.°, de la disposición en penacho que el tallo de las pirámides ofrece al llegar á la capa molecular ; 9.°, de la existencia de células de axon ascendente, semejantes á las llamadas de Martinotti, pero cuya arborización terminal no llega á la capa molecular ; 10, en fin, de la morfología y evolución de varios tipos de células nerviosas y neuróglicas, etc.

En cuanto al número de capas, le fijamos en cuatro, á saber : 1.°, capa molecular ; 2.°, capa de las pequeñas pirámides ; 3.°, capa de las grandes pirámides ; 4.°, capa de las células polimorfas. No hay que olvidar que en los referidos estudios, aludíamos entonces á la corteza de los mamíferos de cerebro liso ; en los girencéfalos y particularmente en el hombre, el número de capas es mayor.

Por su parte, Retzius (3) tuvo el mérito de comprobar y ampliar muchos de los citados hallazgos en la corteza humana, añadiendo, sobre todo en lo concerniente á las singulares células de la capa primera y á la disposición y evolución de la neuroglia, hechos de mucho interés.

Hammarberg (4), sabio malogrado que hizo un excelente estudio com-

(1) *Martinotti* : Beitrag zum Studium der Hirnrinde und dem centralen Ursprung der Nerven. *Int. Monatschr. f. Anat. u. Physiol.* Bd. VII, 1890.

(2) *S. Ramón Cajal* : Textura de las circunvoluciones cerebrales en los mamíferos inferiores. Diciembre 1890. Barcelona.

— Sobre la existencia de colaterales y bifurcaciones en las fibras de las substancia blanca del cerebro. Diciembre 1890.

— Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammiféres. *La Cellule*, t. VII, 1891.

(3) *Retzius* : *Biol. Unters. N. F.*, Bd. V, 1893, v. Bd. VI, 1894.

(4) *Hammarberg* : Studien uber Klinik und Pathologie der Idiotie, &. *Publicado por el Dr. S. E. Henschen*, Upsala. 1895.

parativo de la textura de las circunvoluciones cerebrales humanas con ayuda del método de Nissl, distingue dos tipos de estructura cortical: el *motriz* y el *sensitivo*.

En el motriz que puede estimarse como la corteza típica, recónocense casi las mismas capas que Meynert, distinguiendo las zonas: 1.°, molecular; 2.°, de las pequeñas pirámides; 3.°, de las grandes y medianas pirámides; 4.°, de los granos; 5.°, de las células de Betz y pirámides medianas; 6.°, de las células fusiformes. Por lo demás, Hammarberg pareció desconocer las investigaciones anteriores, efectuadas con el método de Golgi, por este autor, Martinotti, nosotros y Retzius, puesto que ni alude á ellas ni trata de conciliar las revelaciones de dicho método con las del azul de metileno de Nissl, el único procedimiento usado por el malogrado histólogo sueco.

Muy digno de estima es el estudio que, en su obra de histología, consagra Kölliker (1) á la textura de la corteza cerebral en el hombre y mamíferos. Este sabio ha aplicado predilectamente los métodos de Golgi y Weigert, confirmando no pocos hechos descubiertos por Golgi, Martinotti, nosotros y Retzius, y exponiendo algunos detalles nuevos que serán oportunamente mencionados.

Adopta Kölliker, para la corteza en general, una división en cuatro capas, á saber: 1.ª, capa blanca pobre en células; 2.ª capa de las pequeñas pirámides; 3.ª, capa de las grandes y medianas pirámides; 4.ª, capa de las células polimorfas. Empero reconoce también, á ejemplo de Hammarberg, la existencia, en algunas regiones del cerebro, de otras dos capas, intercaladas entre la de las células piramidales gigantes y la de corpúsculos polimorfos; estas son: la cuarta zona ó segunda de las pequeñas pirámides, y quinta capa ó de las pirámides gruesas y medianas profundas.

A semejanza de Kölliker, Edinger (2) hace de la región motriz del cerebro humano una división en cuatro capas: 1.ª, fibras tangenciales; 2.ª, capa de las pirámides pequeñas; 3.ª, capa de las pirámides grandes; 4.ª, capa de las células pequeñas (correspondiente á la de los corpúsculos polimorfos de otros autores). En esta última zona engloba Edinger la capa de los granos y las de las pirámides profundas y fusiformes de Hammarberg. De todos modos, aunque no la describe, reproduce Edinger la zona cuarta ó de los granos, en la copia de un corte de circunvolución coloreada por el método de Nissl.

Schlapp (3), que se ha ocupado, mediante el método de Nissl, del estudio comparativo de la corteza cerebral del mono, reconoce en la región motriz de este animal las siguientes zonas: 1.ª, de las fibras tangenciales; 2.ª, de las células polimorfas externas; 3.ª, de las pirámides parapignomorfas (medianas pirámides); 4.ª, de las pirámides gigantes pignomorfas (gruesas pirámides); de las células polimorfas profundas. Falta, por tanto, en la descripción de este sabio, la zona de los granos y la de las células gigantes profundas.

Sobre la organización de estratos especiales del cerebro, señaladamen-

(1) *A. Kölliker*: Handbunch der Gewelbelehere. 6 Auf. Bd. II, 1896.

(2) *Edinger:* Vorlesungen ueber den Bau der nervösen Centralorgane, &, 6 Auf. Leipzig, 1899.

(3) *Schlapp*: Der Zellenbau der Grosshirnrinde des Affen, &. *Arch. f. Psychiatrie*. Bd. 30, 1897.

te las zonas plexiforme y segunda, ha publicado un buen trabajo C. Schaffer (1), confirmando nuestro estudio sobre las células de axon corto de la corteza, y añadiendo interesantes detalles. También Bevan Lewis (2) y Veratti (3) han usado con fortuna el método de Golgi y confirmado y ampliado no pocos descubrimientos del sabio de Pavía, nuestros y de Retzius.

En fin, para ser completos, debemos citar también á Tuczek (4), Zacher (5), Bechterew (6), Vulpius (7), Kaes (8), que han examinado la distribución y desarrollo de las fibras de mielina de la corteza cerebral humana; á Botazzi (9), que ha efectuado este examen en diversas especies de vertebrados; á Nissl (10), que ha investigado con su método la textura de las diversas especies de células corticales; á Azoulay (11), que ha dibujado muy bien las células piramidales del hombre adulto; á Van Gehuchten (12), que ha confirmado en los mamíferos muchas de las recientes adquisiciones; á Flechsig (13), Sax, Righetti, Déjerine y Siemerling (14), que se han ocupado, apoyados en el método de las degeneraciones, ó en el de Flechsig de la medulación sucesiva de los tubos nerviosos, en determinar el origen y marcha de las fibras de proyección y asociación de los diversos territorios corticales; á Ballet y Faure (15),

(1) *Karl Schaffer*: Zur feineren Struktur der Hirnrinde und uber die funktionelle Bedeutung der Nervenzellenfortsatze, *Arch. f. mikros. Anat.*, Bd. 48, t. IV, 1897.

(2) *Bevan Lewis*: The structure of the first or outermost Layer of the cerebral Cortex. *Edinburg. Medical Journ.* June, 1897.

(3) *E. Veratti*: Ueber einige Structureigenthumlichkeiten der Hinrnrinde bei den Saugethieren. *Anat. Anzeiger*, n.° 14, 1897.

(4) *Tuczek*: Ueber die Anordnung der markhalligen Nervenfasern in des Grosshirnrinde. *Neurolog. Centralbl.*, 1882.

(5) *Zacher*: Ueber das Verhalten des markhaltigen Nervenfasern in der Hirnrinde bei der Progressiven Paralyse &. *Arch. f. Psych. u. Nervenkunden*, 1887.

(6) *Bechterew*: Zur Frage uber die aüsseren Associationfasern der Hirnrinde. *Neurol. Centralbl.*, 1891.

(7) *Vulpius*: Ueber die Entwikelung und Ausbreitung des Tangentialfasern in der menschlichen Grosshirnrinde wahrend verschiedener Alterperioden. *Arch. f. Psych. u. Nervenk.*, 1892.

(8) *Kaes*: Beitrage zur Kenntniss der Reichforms der Grosshirnrinde des Menschen zur markhaltigen Nervenfasern. *Arch. f. Psychiatr. u. Nervenk.* H. 3, 1893.

(9) *Botazzi*: Intorno alla coteccia cerebrale, espezialmente intorno alle fibre nervose intracorticali dei vertebrati, 1893.

(10) *Nissl: Allgem. Zeitschr. f. Psych.* B l. 50.

— *Neurolog. Centralbl.*, n° 2, u. 3, 1895.

(11) *Azoulay*: Véase Déjerine: Anatomie des centres nerveux, tomo I, 1895. (Figura 338, dibujada por el Dr. Azoulay).

(12) *Van Gehuchten*: Anatomie du système nerveux de l'homme, &. 3 edition. 1 vol., 1899.

(13) *Flechsig*: Gehirn und Seele. 1896. Leipzig. — Die Localisation des geistigen Vorgange insbesondere der Sinnesempfindungen des Menschen. Leipzig, 1896.

(14) *Siemerling*: Ueber Markscheidenentwickelung des Gehirns und ihre Bedeutung für die Localisation. (Versammlung d. Vereins d. deutch. Irrenärzte zu Bonn., 17 Sep. 1898.

(15) *Ballet y Faure*: Atrophie des grandes cellules pyramidales dans la zone motrice de l'écorce cérébrale. Société med. des hôpitaux, 30 Mars 1899.

Dotto y Pusatteri (1) y Marinesco (2), que han procurado determinar el origen de la vía piramidal en la corteza, sirviéndose del método de las atrofias de Gudden, ó del de Nissl, fundado en la cromatolisis celular secundaria á la sección de los cilindros ejes, á von Monakow (3), Probs (4), Lenhossék y otros que, valiéndose del método de Gudden ó del de Marchi, han fijado anatómicamente las conexiones existentes entre determinadas áreas corticales y los centros talámicos y focos sensoriales inferiores, etc.

En fin, comiénzase en estos últimos años á estudiar detenidamente la corteza cerebral regional, examen que iniciaron Meynert y Hammarberg, pero que ha sido un poco olvidado, quizá á causa del prejuicio de que todo el cerebro obedece al mismo plan de estructura. Entre los que han recogido recientemente hechos nuevos en este difícil dominio, cuéntanse Henschen (corteza visual humana), y Schlap (corteza regional del mono estudiada por el método de Nissl y Calleja (corteza olfativa) (5).

Nuestras investigaciones de los cuatro últimos años, han granjeado también numerosos detalles de organización de las esferas motriz, visual, acústica y olfativa del cerebro humano. Fruto de esta labor, sistemáticamente emprendida, y que dista mucho de tocar á su término, han sido: el encuentro, en la corteza humana de tipos celulares nuevos (las células bipenachadas, las enanas, etc.), la demostración de la morfología de los llamados *granos* y de las innumerables células de axon corto de la capa cuarta, la disposición terminal de las fibras sensoriales ó aferentes, las formas especiales que las pirámides ofrecen en cada esfera sensorial y otros detalles qne expondremos sumariamente al tratar de la corteza regional.

(1) *Dotto y Pussateri:* Rivista di patol. nervosa e mentale. N.° 1, 1897.

(2) *Marinesco:* Sur les alterations des grandes cellules pyramidales consecutives aux lésions de la capsule interne. *Revue neurologique*, 1899.

(3) *Monakow*: *Arch. f. Psychatrie*, 1882.

(4) *Probst: Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat.*, 6, Heft., 1901.

(5) *Calleja*: La región olfativa del cerebro. Madrid, 1893.

CAPITULO XXXVIII

CORTEZA REGIONAL

Estación central de la sensación visual, según los fisiólogos.— Estructura de la corteza visual en el hombre y mamíferos. — Apuntes históricos sobre la organización de esta región cerebral.

La creencia de que la corteza cerebral exhibe, por acomodación á sus específicas funciones, regiones de estructura algo diferente, ha sido consecuencia de la doctrina de las localizaciones fisiológicas cerebrales creada por Fritsch, Hirtzig y Ferrier, y notablemente ampliada y perfeccionada por las investigaciones de Munk, Monakow y Flechsig. A decir verdad, ya bastante antes que se descubriesen los lugares corticales específicos de la sensibilidad táctil, visual y acústica, habíanse notado diferencias macro-microscópicas en algunas circunvoluciones; mas corría por entonces entre los neurólogos una hipótesis que estorbaba se diese la debida importancia á tamañas desviaciones de estructura. Esta hipótesis, sugerida por Meynert y defendida modernamente con alguna restricción por Golgi y Kölliker, puede enunciarse así : La actividad específica de cada esfera cortical no depende de la particular estructura que posea, sino de la naturaleza de los estímulos que le llegan del aparato sensorial periférico. Así, por ejemplo : la sensación visual surge en la fisura calcarina y no en otro lugar cerebral, por ser ella exclusivamente el paraje de terminación de las radiaciones ópticas. Contra lo que esta doctrina tiene de exagerada, hablan todos los trabajos emprendidos en los últimos años sobre la corteza regional, los cuales enséñan que las diferencias de textura de las esferas sensoriales son mucho más grandes de lo que se presumía. Nuestras investigaciones, sobre todo, hacen muy verosímil la siguiente proposición destinada á corregir la fórmula de Meynert. «Las actividades específicas desarrolladas en cada lugar cortical dependen tanto de la cualidad de las excitaciones sensoriales recibidas, como de la peculiar estructura de la substancia gris». Semejantes particularidades de textura representan verosímilmente un fenómeno secundario, una adaptación á la función, adaptación que condujo progresivamente al perfeccionamiento de la función misma.

CORTEZA VISUAL

Localización funcional. — Sobre el área del cerebro humano donde la visión mental (percepción visiva) se efectúa y la vía óptica central ó radiación de Gratiolet se termina, se ha discutido mucho, tanto por los clínicos como por los fisiólogos. Así, Henschen (1) que ha consagrado una atención particular á este importante tema y que ha estudiado y discutido todos los casos publicados de lesión cortical asociados á la hemianopsia más ó menos completa, fija resueltamente la esfera visual en la fisura calcarina. En cambio, otros patólogos, como Starr, Wilbrand, Nothnagel, Vialet, Mauthner, Seguin, Hun, Déjerine, no precisan tanto ni concretan la citada esfera á un área tan angosta, sino que la dilatan por todo el lóbulo occipital, ó por lo menos por la cara interna y punta (Wilbrand, Déjerine). Autores hay, como Ferrier, que, contra todas las presunciones, la fijan en el pliegue curvo ó *gyrus angularis* de la región parietal. En fin, no han faltado patólogos que, armonizando opiniones inconciliables, admitan una doble localización, llevándola á la vez al lóbulo occipital y al *gyrus angularis* (Seppilli, Gowers, etc.). A pesar de estos desacuerdos, es preciso confesar que la mayoría de los casos conocidos hasta hoy de hemianopsia por lesión cerebral, han revelado una alteración anatómica, bien de la fisura calcarina, bien de sus inmediaciones, ora en fin, de las radiaciones ópticas subyacentes á la corteza occipital interna. Por otra parte, si en algunos casos hubo hemianopsia con lesión del lóbulo parietal, es porque la desorganización cerebral penetraba profundamente, interesando las radiaciones ópticas que corren subyacentes y á no gran distancia de la superficie: á lo que conviene añadir que existen ejemplos de lesiones importantes del lóbulo parietal, sin perturbación de la visión. Henschen ha reunido nueve ejemplos de este género sumamente expresivos. En fin, otro grupo de casos recogidos y discutidos sagazmente por este sabio, prueban también que la corteza occipital externa no es lugar de terminación de las radiaciones ópticas, contra la aserción de Monakow (2), que da como región visual, no sólo la fisura calcarina y la cuña, sino la cara externa del lóbulo occipital.

Las conclusiones de las experiencias fisiológicas coinciden en sus líneas generales con las de los clínicos, descontando, naturalmente, las desviaciones correspondientes á los animales en que han recaído las observaciones (perro, mono); porque no cabe pensar que los focos visuales

(1) *Henschen*: Sur les centres optiques cerebraux. *Rev. gener. d'Ophtalmologie*, 1894. Véase también: *Revue critique de la Doctrine sur le centre cortical de la vision* París, 1900.

(2) *Monakow*: Exper. u. pathol. anat. Untersuchungen über die opt. Centren u. Bahnen, &. *Archiv. f. Psychatr.* Bd. 20 25.

del hombre y de los animales tengan absolutamente la misma extensión y localización. Las experiencias fisiológicas de Munk, Steiner y otros, recaídas en el perro, gato y conejo, etc., han permitido localizar la esfera visual de estos animales en la cara externa ó superior del lóbulo occipital (en el perro cerca del cabo posterior de la circunvolución occipital ó antero posterior segunda y territorio limítrofe de la primera y tercera.

La perturbación funcional causada por la ablación mono-lateral de este territorio cortical (Munk, Goltz, Luciani y otros) es la hemianopsia, es decir, la ceguera de las mitades izquierdas ó derechas de ambas retinas, sea cual sea el lado de la lesión.

Antecedentes históricos sobre la estructura de la corteza visual.—Que la corteza occipital se hace notar por rasgos especiales, es observación hace tiempo hecha por Gennari, Vicq d'Azyr y Baillarger, quienes sorprendieron en casi toda la substancia gris de la referida corteza la existencia de una raya blanca paralela, visible á la simple vista. Mas fuerza es confesar que Meynert (1) fué el primero que efectuó un análisis histológico minucioso de la corteza occipital, análisis que, no obstante fundarse en el empleo de métodos imperfectos, es hasta hoy el mejor que se conoce. Según este sabio, la corteza visual humana consta de las siguientes capas :

1.ª *Zona molecular.* 2.ª *Zona de las pirámides pequeñas.* 3.ª *Zona de los núcleos ó de los granos* correspondiente á la capa cuarta de la corteza típica, llamada también de los granos. 4.ª *Capa de las pirámides gruesas ó de las células solitarias.* 5.ª *Capa de los granos medios.* 6.ª *Capa semejante á la cuarta*, es decir, compuesta de núcleos neuróglicos y grandes células nerviosas diseminadas. 7.ª *Capa de los núcleos ó granos profundos*, 8.ª *Zona de las células fusiformes* (homóloga de la quinta de la corteza típica).

Los trabajos ulteriores de W. Krause (2), Schwalbe (3), Betz (4), Golgi (5), etc., no añaden casi nada á la descripción de Meynert, y aunque dicho sabio italiano aplicó al tema un método mucho más valioso, la ignorancia en que entonces se estaba de la verdadera localización del centro visual, le hizo tomar por corteza visiva una región que corresponde sin duda al cerebro de asociación ; así es que los resultados logrados no pudieron servir para dar impulso á la cuestión.

Los estudios más modernos de Schlapp (6), Hammarberg (7) y Kölliker (8), basados en las revelaciones del método de Nissl ó del de Weigert,

(1) *Meynert* : Von Gehirne der Säugethiere. *Stricker's. Handbuch de Gewebelehre.* Bd. II, 1872.

(2) *Krause* : Allgemeine und microscopische Anatomie. Hannover, 1876.

(3) *Schwalbe* : Lehrbuch der Neurologie. Erlangen, 1881.

(4) *Betz* : *Centralbl. f. d. mediz. Wiscenschaft.*, 1881, n.° 11-13.

(5) *C. Golgi* : Sulla fina Anatomia digli organi centrali del sistema nervoso. Milano, 1886.

(6) *Schlapp* : Des Zellenbau des Grosshirnrinde des Affen Macacus, &. *Arch. f. Psychat.*, Bd., 30. H. II.

(7) *Hammarberg* : Studien ueber Klinik und Pathol. der Idiotie, &. Upsala, 1895.

(8) *Kölliker* : Handbuch der Gewebelehre des Menschen, 2 Bd. Leipzig, 1896.

no representan tampoco un adelanto fundamental. Hammarberg se limita á considerar la substancia gris visual como una variante de lo que él llama la *corteza sensitiva*, en la cual descubre como rasgo peculiar la carencia en la capa cuarta de células piramidales que se hallan reemplazadas por una ancha faja de granos subdividida en tres sub-estratos, á favor de dos estrías de aspecto molecular y pobres en corpúsculos nerviosos. Debajo de esta triple zona de granos y entre ella y la de los elementos fusiformes de Meynert, señala la existencia de una hilera de pirámides solitarias, ya descubiertas por Meynert.

Por su parte, Schlapp, que ha estudiado en el mono y con el método de Nissl, las diversas provincias cerebrales, apenas hace otra cosa que cambiar los nombres de las capas de Meynert sustituyéndolos por otros no mucho más felices. En la corteza visual cuenta este autor de fuera á adentro : 1.ª *Capa de las fibras tangenciales* (capa molecular de Meynert) ; 2.ª, *capa de las células polimorfas externas* (pequeñas pirámides de Meynert) ; 3.ª, *capa de las pirámides parapignomorfas ;* 4.ª, *capa de los granos* ; 5.ª, *capa de las pequeñas células solitarias* (pirámides solitarias de Meynert) ; 6.ª, *capa de granos profundos* ; 7.ª, *capa pobre en células* ; 8.ª, *capa de las células polimorfas internas* (fusiformes de Meynert).

Añadamos aún que Henschen (1) en diferentes ocasiones ha estudiado la corteza de la fisura calcarina, hallando en este lugar cortical una estructura específica, cuya expresión anatómica es la existencia de un plexo nervioso intermedio (la estría de Gennari) y la presencia de gruesos corpúsculos estrellados.

Como se ve por el breve resumen histórico precedente, casi todo cuanto sabemos de la corteza visual, concierne al aspecto exterior y número de las capas, á la forma, groseramente apreciada, de algunas neuronas ; pero los puntos principales á que toda indagación anatómica debe atender, ó sea al conocimiento del modo de terminación de las fibras ópticas, así como á las relaciones establecidas entre éstas y las células, la morfología y demás propiedades anatómicas de las neuronas visuales, no han sido resueltos todavía por nadie, justificándose, por tanto, sobradamente, la revisión de lo actuado hasta hoy, y la ejecución de un estudio más atento y penetrante del tema.

Un examen de pura orientación de un corte de la fisura calcarina adulta, coloreada por el método de Nissl, da las siguientes capas :

1.ª *Capa plexiforme ó de las células horizontales* (molecular de los autores).

2.ª *Capa de las pequeñas pirámides.*

3.ª *Capa de las medianas pirámides.*

4.ª *Capa de las grandes células estrelladas* (parte de la zona de granos de Meynert).

5.ª *Capa de las células estrelladas pequeñas* (granos propiamente dichos).

6.ª *Capa de los elementos piramidales de axon arqueado.*

(1) *Henschen* : Pathologie des Gehirns, vol. III, 1894.

7.ª *Capa de las pirámides gigantes* (células solitarias de Meynert).

8.ª *Capa de los corpúsculos piramidales grandes de axon arqueado.*

9.ª *Capa de las células triangulares y fusiformes.*

Es evidente que este número de estratos podría abreviarse ó ampliarse, toda vez que hay capas no bien limitadas, y existen otras desprovistas de homogeneidad estructural; pero el número citado se presta mejor que otro alguno á la descripción de las células (fig. 699).

Zona plexiforme. — Por carecer aquí de rasgos peculiares y coincidir en un todo, bajo el aspecto de su composición, con la zona de igual nombre de otras regiones corticales, no la analizaremos detalladamente. Limitarémonos, pues, á hacer constar su delgadez relativa por comparación con la de otras regiones corticales, y su riqueza en corpúsculos pequeños de axon corto. Las células horizontales nos han parecido menos numerosas que en la corteza motriz.

Zona de las pequeñas pirámides. — Consta de elementos análogos á los descritos en la corteza típica, es decir, de células piramidales legítimas y de una infinidad de elementos de axon corto, entre los cuales dominan los dos tipos bipenachado y de axon ascendente resuelto en ramillas más ó menos horizontales.

Zona de las medianas y grandes pirámides. — La única novedad que nos presentan es la relativa angostura de la capa, y por lo tanto, la pobreza en pirámides grandes externas, cuya talla no llega nunca á la de los elementos de la región motriz. La verdadera característica de la corteza visual está en las siguientes zonas:

Zona de las células estrelladas grandes. — Es esta una de las capas más ca-

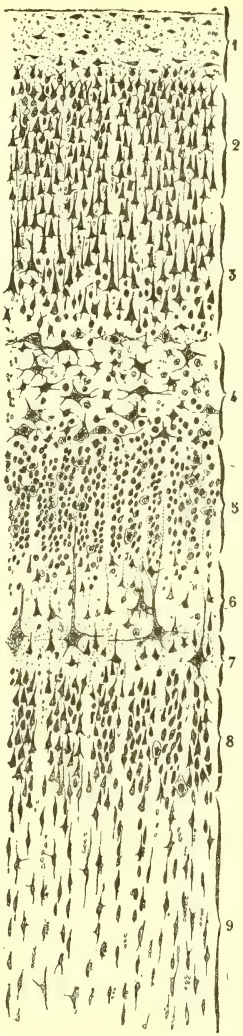


Fig. 699.—Corte de la corteza cerebral visual (bordes de la fisura calcarina) de un hombre de treinta años. Método de Nissl. — 1, zona plexiforme; 2, zona de las pequeñas pirámides; 3, zona de las medianas pirámides; 4, zona de las células estrelladas grandes; 5, zona de las células estrelladas pequeñas; 6, zona plexiforme ó de las pirámides pequeñas de axon ascendente; 7, zona de pirámides gigantes; 8, zona de las pirámides de axon arqueado ascendente; 9, células fusiformes.

racterísticas de la corteza visual, en la cual se la reconoce (método de Nissl) por estos dos rasgos : 1.°, existencia en ella de células estrelladas gigantes, no radiadas, es decir, desprovistas de esta orientación hacia la superficie que es propia de las pirámides ; 2.°, presencia entre las células de un plexo intersticial muy rico, de modo que en comparación de las otras, dicha zona aparece relativamente pobre en neuronas. Pero la

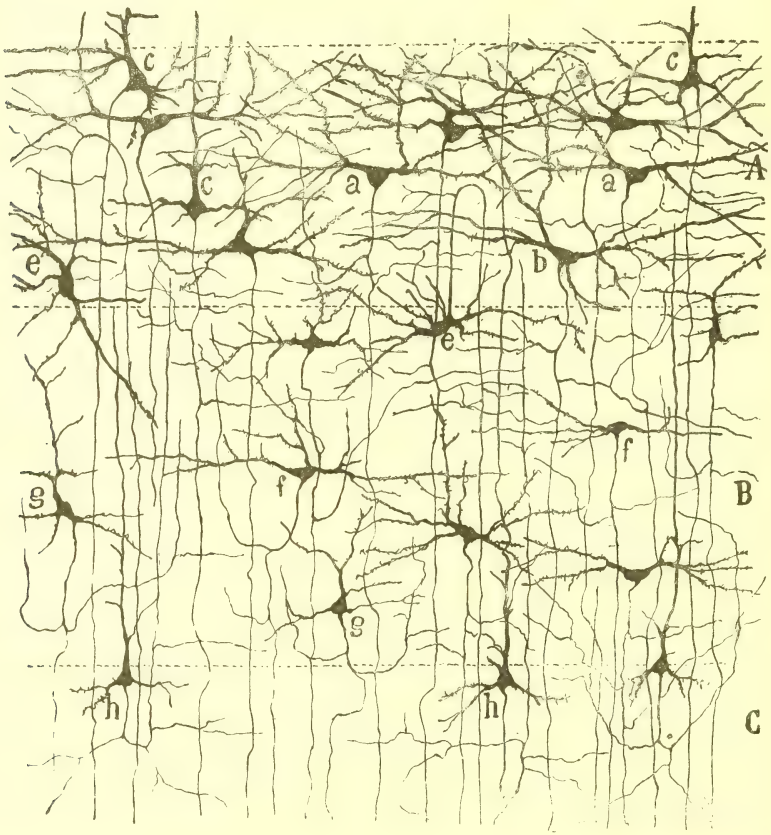


Fig. 700. — Zonas de células estrelladas de la corteza visual del niño de veinte días (fisura calcarina). — A, capa de las células estrelladas grandes; *a*, células semilunares; *c*, células con una expansión radial delgada; *b*, elemento fusiforme horizontal; *e*, elemento de axon arqueado; B, capa de las células estrelladas pequeñas; *f*, elementos fusiformes horizontales; *g*, células triangulares con robustas colaterales arqueadas; *h*, pirámides de axon arqueado fronterizas de la zona quinta; C, zona de las pequeñas pirámides de axon arqueado.

morfología detallada de estas células, que fué descubierta por nosotros en la corteza humana y en la de los mamíferos, sólo puede patentizarse con el cromato de plata (1). Los elementos coloreables por este reactivo son :

(1) *S. Ramón Cajal :* La corteza visual. *Rev. trim. micr.* Tomo IV, 1899.

a) El *corpúslo estrellado gigante*, es decir, el factor típico y el más abundante de esta zona. Estrellado, ovoideo ó triangular, de su contorno brotan recias dendritas ascendentes, descendentes y horizontales, las

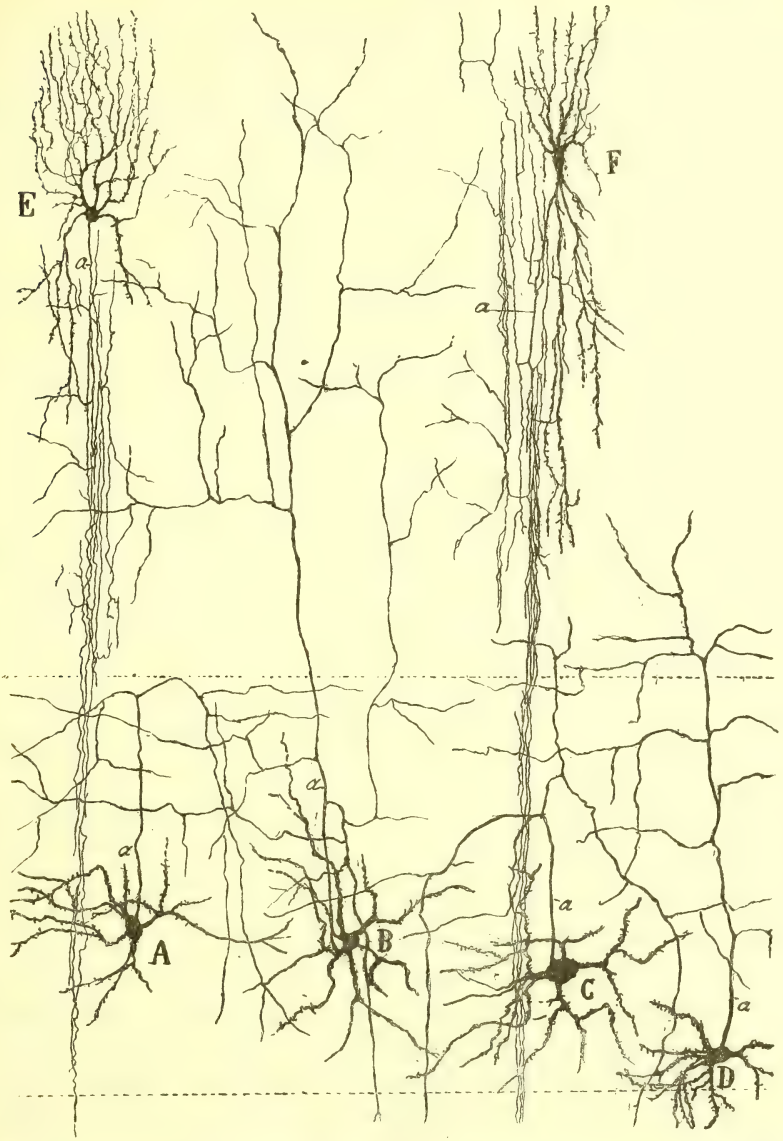


Fig. 701. — Células de la corteza visual del niño de quince días (capa cuarta). — A, célula cuyo axon se distribuía en lo alto de la zona cuarta; B, célula cuyo axon se esparcía por los estratos cuarto y tercero; C, célula que suministraba ramas nerviosas para el tercero, cuarto y quinto; D, célula cuyo axon ascendente se arborizaba en la zona cuarta y frontera de la tercera; E, F, corpúsculos bipenachados diminutos de la capa de medianas pirámides; *a*, axon.

cuales se dividen varias veces en el espesor de la capa que estudiamos, recorriendo largas distancias. Aunque orientadas en todos sentidos, las

dendritas dominantes y también las más prolongadas, son las horizontales ó paralelas á la corteza. Ninguna expansión sube á la zona plexiforme, atributo negativo que permite distinguir, al primer golpe de vista, tales elementos de las pirámides genuínas (fig. 700, *a*, *b*). El axon es robusto, brota de la cara inferior del soma ó del origen de una dendrita, baja casi en línea recta á través de las capas subyacentes y se continúa con un tubo de la substancia blanca. En su trayecto inicial, y particularmente, durante su curso por la zona de células estrelladas pequeñas, emite robustas colaterales recurrentes ú horizontales, cuyas ramificaciones contribuyen á complicar el tupido plexo de la quinta zona ó de los granos.

Este interesante corpúsculo hállase también en la corteza visual del perro y gato, en donde se presenta menos numeroso.

b) *Pirámides medianas.*—Representan sin duda células dislocadas de la capa precedente, poseyendo las propiedades de las pirámides de la zona tercera (fig. 700, *c*).

c) *Células estrelladas de axon corto ascendente.*—Residen sin orden en el espesor de esta zona y afectan figura ovoidea ó triangular. Sus dendritas, cortas y espinosas, no suelen traspasar el área de la zona cuarta, y en cuanto al axon, francamente ascendente, se resuelve á corta distancia en una arborización amplia de largas ramas, muchas de las cuales son horizontales y descendentes y entran en relación con el cuerpo de las grandes células estrelladas (fig. 701, A, C, D).

Como variante de este corpúsculo mostramos en la fig. 701, B, una célula, cuyo axon, además de emitir ramas para la zona cuarta se remontaba á la segunda, en cuyo espesor se arborizaba.

Capa de las células estrelladas pequeñas.—Contiene también este estrato bastantes corpúsculos estrellados de axon largo, enteramente semejantes, aunque algo menos voluminosos, á los de la zona cuarta; pero los corpúsculos que en ella dominan, los que prestan á la zona en cuestión examinada en los preparados teñidos en carmín ó hematoxilina, ese aspecto de conglomerado de núcleos ya notado por Meynert, son ciertos diminutos elementos esferoidales, fusiformes ó estrellados, cuya talla no suele pasar de 10 á 12 μ (fig. 700, B).

En la fig. 702 mostramos algunas de estas células enanas, cuya impregnación es difícil en el hombre adulto, pero que se coloran de vez en cuando en el niño de pocos días. Del soma generalmente ovoideo parten cuatro, cinco ó más finas dendritas divergentes, varias veces divididas, que no salen jamás del espesor de la capa quinta; y en cuanto al axon, que es finísimo y muy vario en dirección, aunque nos ha parecido seguir de preferencia la ascendente, corre cierta distancia más ó menos flexuosamente, y acaba mediante una arborización laxa, la cual, reunida con otras semejantes, engendra plexos tupidos situados alrededor de las célu-

las estrelladas, grandes ó medianas, de axon largo residentes en esta misma zona. Algunos granos altos mandan su arborización nerviosa terminal á las células estrelladas grandes de la capa cuarta (fig. 702, *d*).

¿Qué papel desempeñan estas singulares células pequeñas de la capa de los granos? Según veremos más adelante, precisamente en esta zona y en derredor de los granos, se terminan las arborizaciones libres de las fibras centrípetas ó sensoriales de la fisura calcarina. Combinando este

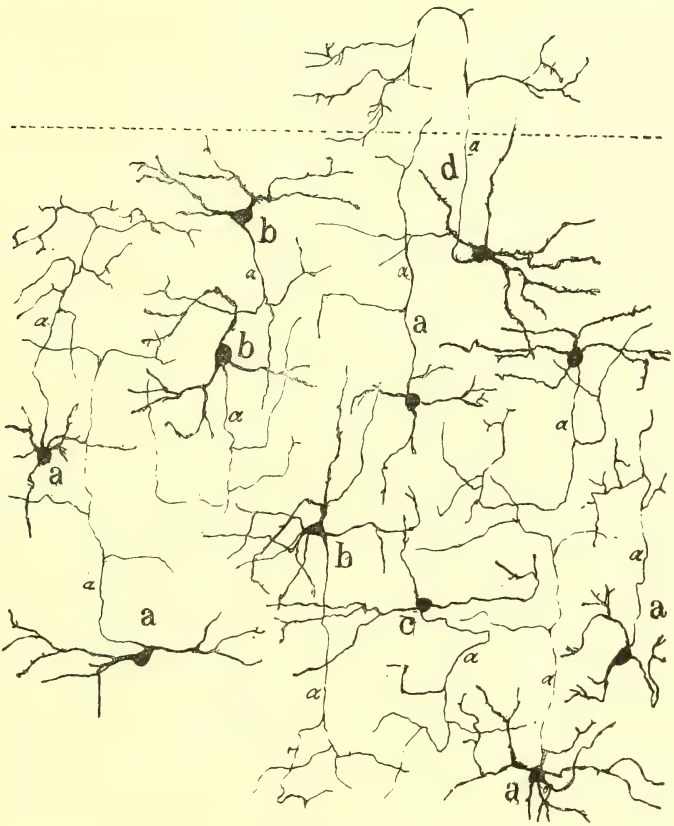


Fig. 702. — Pequeñas células de axon corto sobriamente arborizado en la zona de células estrelladas pequeñas. — *a*, células de axon fino ascendente; *b*, *c*, células de axon descendente; *d*, célula algo mayor, cuyo axon se distribuía en la zona cuarta; *α*, axon.

hecho con el antes mencionado, á saber : que el axon de los granos entra en relación con el cuerpo de las células estrelladas de cilindro-eje largo, cabe ahora conjeturar que estos pequeños elementos, comprendidos con los grandes en el seno de la arborización óptica, intensifican la corriente derivada por las células estrelladas.

Además de las células estrelladas de axon largo y de los granos propiamente dichos, figuran en esta zona varias células de axon corto, á saber:

a) tipo grueso estrellado, provisto de dendritas dentelladas y de un axon ascendente arborizado en el espesor de la zona cuarta, en torno de las células estrelladas grandes que la pueblan (fig. 703, A, B, D); *b)* células neurogliformes menudísimas armadas de una infinidad de dendritas finas, varicosas, acabadas á corta distancia y provistas de un axon de extraordinaria delicadeza, el cual ofrece la singularidad de arborizarse á

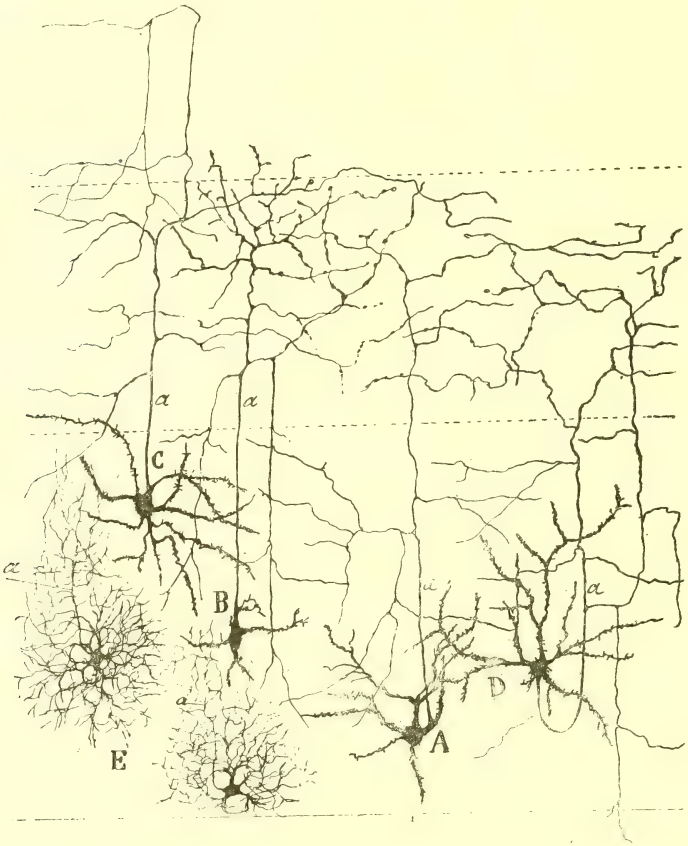


Fig. 703. — Células de axon ascendente de la zona quinta de la corteza visual. Niño de quince días. — A, B, células cuyo axon se distribuye en la zona de las grandes células estrelladas; C, células cuyo axon suministraba además ramas para la zona de pirámides medianas; D, célula cuyo axon arciforme en su porción inicial, suministra ramas para la zona cuarta, la quinta y aun la sexta; E, células pequeñísimas de axon corto ascendente; *a* quiere decir axon

corta distancia de la célula, engendrando un plexo extremadamente tupido, en cuyo seno se destacan por claro los somas de varios granos. La delicadeza del axon de estas células es tal, que no puede observarse bien y distinguirse de las dendritas sino recurriendo al objetivo apocromático 1'30 de Zeiss (fig. 703, E).

También en el gato y perro presenta la zona de las células estrelladas numerosos corpúsculos de axon corto, que en parte corresponden á las descritas en las zonas cuarta y quinta del hombre. Repárense elementos fusiformes de axon corto ascendente (fig. 704, D), pirámides de axon arciforme (A) y elementos neurogliformes (fig. 704, E).

Capa de las pequeñas pirámides de axon ascendente arqueado.— Entre la zona precedente y la de las pirámides gigantes existe una faja plexiforme de aspecto finamente granuloso en los preparados de Nissl y relativamente sobria en neuronas. En ella habitan tres especies celulares:

a) Corpúsculos piramidales ú ovoideos de axon arqueado.—Por ser los más abundantes y característicos, nos han servido para dar nombre á la

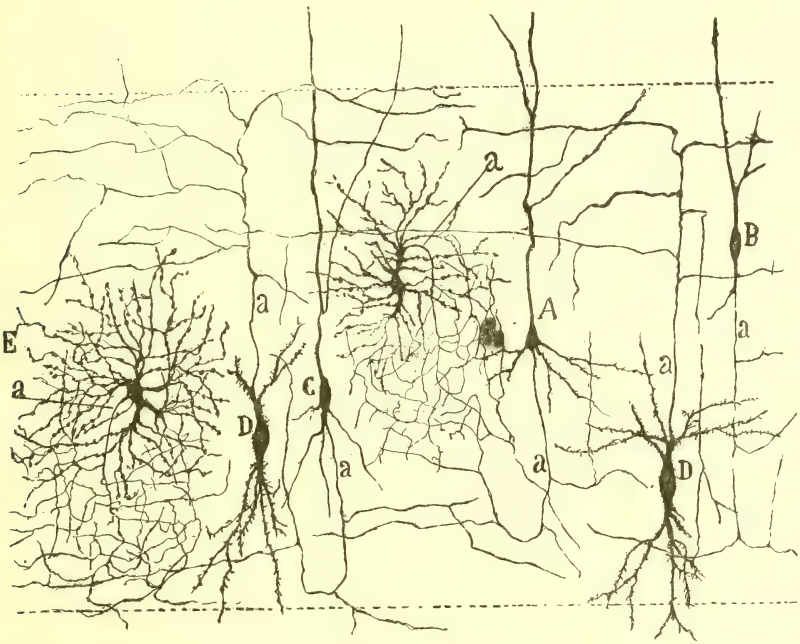


Fig. 704.— Diversos elementos tomados de la capa de células estrelladas de la corteza visual del gato de veintiocho días. — A, B, C, pirámides pequeñas y corpúsculos fusiformes de axon arciforme ascendente; D, gruesas células fusiformes de axon ascendente; E, elementos aracniformes de axon corto; *a*, axon.

zona sexta. Como se aprecia en la fig. 705, *e*, *c*, estas células responden en general, por su morfología, á la de una pirámide pequeña, pero discrepan de ella en un rasgo esencial: el axon, que es muy fino, baja primero cierto trecho, traza después un arco de concavidad superior, remóntase á través de las capas corticales quinta y cuarta y termina quizás en las zonas de pirámides medianas y pequeñas. Algunos axones se bifurcan ó trifurcan en su camino descendente y generan dos ó más arcos á su vez, prolongados con otras tantas hebras nerviosas ascendentes. De la

convexidad de los arcos brotan á menudo colaterales ramificadas por el espesor de la zona sexta y sobre todo la séptima (fig. 700, *h*).

b) Células estrelladas de axon ascendente (fig. 705, *f*).—Corpúsculos gruesos, ricos en dendritas, divergentes, cuyo axon se remonta á las zonas cuarta y quinta donde se ramifica.

c) Pirámides legítimas de mediana ó gran talla, es decir, dotadas de tallo radial destinado á la capa primera, y de axon prolongado hasta la substancia blanca. Estos elementos son poco abundantes (fig. 705, *b*).

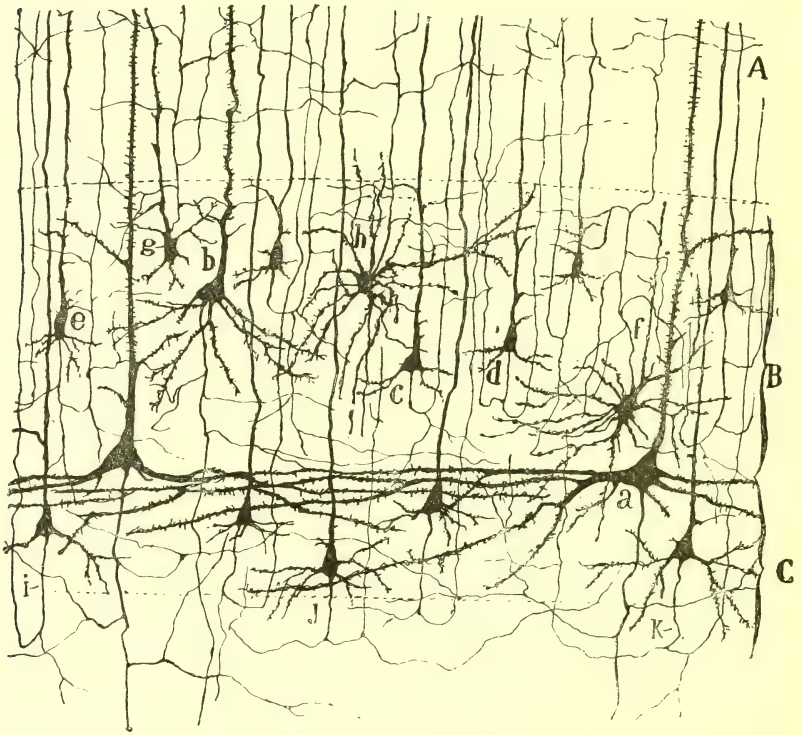


Fig. 705. — Elementos de las capas sexta y séptima de la corteza visual humana (niño de quince días).—A, capa quinta; B, zona sexta; C, zona séptima; *a*, pirámide gigante; *b*, pirámide mediana de axon largo descendente; *c*, pirámide pequeña de axon arqueado ascendente; *d*, pirámide cuyo axon engendra dos arcos; *e*, pirámide cuyo axon forma varias fibras ascendentes arqueadas; *h*, *f*, *g*, células estrelladas de axon ascendente ramificadas en las zonas quinta y sexta; *i*, *j*, *k*, células piramidales de axon arqueado ascendente ramificado en las zonas séptima y octava.

Capa de las células piramidales gigantes (células solitarias de Meynert) (fig. 705, C).—Esta zona, ya vista por Meynert, consta de una sola hilera de pirámides situadas á distancia unas de otras y en el espesor de una faja ó plexo pobre en células y estriado en sentido horizontal. No es posible precisar la morfología de estos corpúsculos en las preparaciones de

Nissl ; mas en las de Golgi preséntanse de gran relieve, apreciándose algunos rasgos interesantes (fig. 705, *a*).

Uno de ellos es la forma del soma : éste es piramidal, pero de base su-

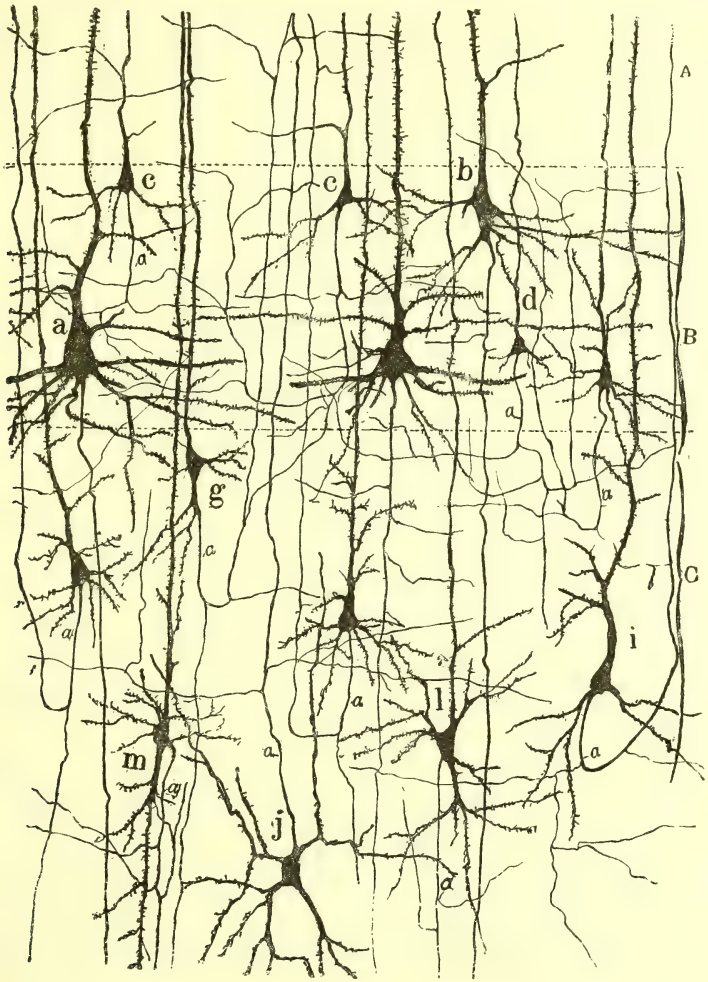


Fig. 706. — Capas profundas de la corteza visual del gato de veinte días. — A, porción inferior de la zona de células estrelladas; B, zona de pirámides gigantes; C, zona de pirámides medianas de axon arqueado; *a*, pirámides gigantes; *b*, pirámide mediana de axon descendente; *c*, *d*, pirámides de axon descendente bifurcado y ramificado en la zona de las células gigantes ; *g*, célula triangular de axon arqueado y colateral descendente; *i*, pirámide de axon arqueado ascendente; *l*, célula triangular de axon descendente; *m*, fusiforme de axon descendente; *l*, *j*, células de la zona de los elementos fusiformes, estrellada y de axon ascendente la una, triangular y de axon descendente la otra; *a*, axon.

mamente ancha con relación á la altura ; pero la particularidad más expresiva consiste en que del contorno de la base misma, brotan dos, tres ó

más robustos brazos dendríticos rigurosamente paralelos á la corteza, y tan largos que superan á menudo en longitud al mismo tallo radial. En su camino, estos larguísimos brazos horizontales se ramifican, formando haces de dendritas, las cuales, saliendo al encuentro á otros fascículos partidos de pirámides congéneres lejanas, componen en la zona séptima un plexo dendrítico tupido de fibras más ó menos paralelas (fig. 706, B).

La zona que estudiamos aloja también : *a*) células piramidales pequeñas (fig. 705, J, I) de axon arciforme semejantes á las de la zona 6.ª ; *b*) células estrelladas de axon ascendente, el cual cruza las capas superpuestas y asalta quizás la zona 1.ª ; *c*) células poligonales, medianas ó grandes, cuyo axon recio marcha más ó menos horizontalmente y se resuelve en un sistema de larguísimas ramas nerviosas, ya oblícuas ya horizontales : las últimas ramillas parecen formar nidos en torno de las pirámides grandes. Estos nidos corresponden á los descritos ya en la corteza típica.

Capa de las células piramidales medianas de axon arciforme. — El aspecto de esta capa en los preparados de Nissl, es el de una ancha faja bien limitada, donde se concentran apretándose numerosas células piramidales ó triangulares medianas.

Según mostramos en la fig. 706, C, los tipos dominantes son ciertas células de forma piramidal provistas de tallo radial prolongado hasta la zona 1.ª y armadas de un axon, el cual, después de bajar cierto trecho, describe un arco de concavidad externa, se remonta á la capa de grandes células estrelladas donde se bifurca, y se termina en fin, complicando con sus ramillas el plexo nervioso residente entre estos elementos. De la convexidad del arco brota una colateral larga, descendente, continuada hasta la substancia blanca (fig. 706, *g*, I).

Aunque escasos en número, aloja también esta zona : *a*) células estrelladas gigantes, portadoras de un axon recio ascendente prolongado hasta la capa 1.ª después de haber destinado algunas colaterales ó las zonas 7.ª y 8.ª ; *b*) corpúsculos estrellados de axon corto, ora pequeños, ora grandes, cuyo cilindro-eje se arboriza en el espesor de la zona que nos ocupa.

Capa de los elementos fusiformes y triangulares (zona de las células fusiformes de Meynert, ó de los corpúsculos polimorfos profundos de Schlapp). Es ésta una formación que no ofrece en la corteza visual ningún atributo particular, toda vez que encierra los mismos elementos que las capas de igual nombre de otras regiones corticales. Figuran en ella : *a*) un corpúsculo fusiforme provisto de dendrita radial, expansión descendente protoplásmica, y axon prolongado hasta la substancia blanca ; *b*) otro corpúsculo piramidal de talla mediana, semejante al de la capa 3.ª y 7.ª, provisto de axon largo continuado con un tubo de substancia blanca ; *c*) un elemento triangular armado: de tallo externo radial remontado hasta la zona primera, de tallo descendente descompuesto en un penacho de dendritas, y de un apéndice y brazo lateral que se resuelve en

otro penacho protoplásmico ; el axon se incorpora también á la substancia blanca ; *d*) en fin, células fusiformes de axon largo ascendente, semejantes á las llamadas de Martinotti, etc.

Substancia blanca y fibras centrípetas de la corteza visual.—Analizada atentamente la substancia blanca de la corteza visual del niño recién

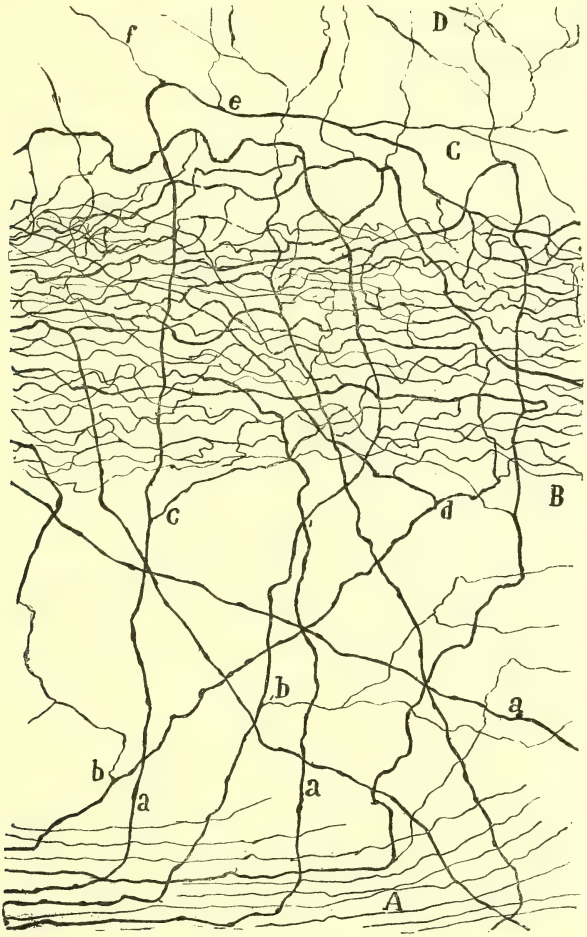


Fig. 707. — Fibras gruesas llegadas de la substancia blanca y ramificadas en la estría de Gennari. Cerebro de niño de tres días. — A, substancia blanca; B, capa de las células estrelladas pequeñas; C, fibras arciformes y capa cuarta; D, frontera de la capa de las pirámides medianas; *a*, tallo de la fibra; *b*, colateral para las capas profundas; *c*, colateral ascendente para las zonas superiores.

nacido ó de pocos días, permite reconocer fácilmente dos clases de fibras : 1.ª, tubos centrífugos nacidos en las células de la citada corteza, y singularmente en las neuronas estrelladas grandes y pirámides ; 2.ª, tubos centrípetos bien reconocibles por su notable espesor, por su curso frecuentemente oblícuo, y aun escalonado, y sobre todo, porque no proceden

de ninguna célula cortical, antes bien, se terminan entre las mismas por extensas arborizaciones libres. La importancia excepcional de estas últimas fibras, primeramente reconocidas por nosotros en la corteza visual del niño, y que desde ahora designaremos *fibras visuales*, justifican que les consagremos aquí algunos párrafos.

Disposición terminal de las fibras ópticas.—Cuando se colorea un corte de la corteza visual, y singularmente de la fisura calcarina, por el método Weigert-Pal, llama la atención la existencia en el espesor de la zona 5.ª y parte de la 4.ª, de un plexo tupido formado por fibras meduladas que marchan en todos sentidos, pero preferentemente, en el horizontal. Este importante plexo no es otro que la *raya de Gennari* ó de Vicq d'Azyr, bien conocida de los autores y exclusiva de la corteza occipital. Pero en los preparados de Weigert no es posible saber cuál es el origen y modo de terminación de los tubos constitutivos de la estría de Gennari, toda vez que la hematoxilina tiñe solamente los tallos gruesos medulados y no las arborizaciones finales. Afortunadamente, el cromato de plata aplicado en los fetos humanos del séptimo al octavo mes, época en que las fibras ópticas aparecen formadas, pero carecen aún de forro mielínico, consiente perseguir fácilmente el trayecto y terminación de éstas. Según se aprecia en la fig. 707, *a*, los referidos tubos ópticos vienen de la substancia blanca, donde destacan ya por su desusado diámetro del resto de las fibras nerviosas; se doblan tornándose ascendentes al asaltar la substancia gris; marchan después de ordinario oblícuamente por el espesor de las zonas 9.ª, 8.ª, 7.ª y 6.ª, y en cuanto abordan la 5.ª ó zona de las pequeñas células estrelladas, se hacen horizontales y se resuelven en una arborización compuesta de ramas paralelas, larguísimas, ondulantes, limitadas al espesor de la citada 5.ª zona. Fibras hay que antes de formar la ramificación final, cruzan la capa 5.ª y en el espesor ó en lo alto de la 4.ª describen un arco y marchan horizontalmente durante largas distancias. En su largo camino á través de las zonas inferiores, las fibras ópticas suelen suministrar alguna colateral ramificada entre los corpúsculos de las capas 7.ª y 8.ª, pero las ramas colaterales más espesas nacen en cuanto aquéllas abordan la 5.ª, comportándose como el tallo generador, es decir, ramificándose entre los corpúsculos de esta zona. En fin, no es raro ver que el tubo óptico se bifurca en plena capa 5.ª engendrando dos arborizaciones terminales situadas en planos distintos de la raya de Gennari. Más allá de la capa 4.ª no suele remontarse ninguna fibra, así que nos inclinamos á pensar que las zonas de pequeñas y medianas pirámides carecen de relación directa con arborizaciones ópticas. Sin embargo, algunas veces hemos reparado que de las ramas horizontales más altas circulantes por la capa 4.ª, brotan algunas finas colaterales ascendentes que invaden el comienzo del estrato tercero y que acaso entran en contacto con alguna pirámide (fig. 707, D).

El conjunto de todas las arborizaciones ópticas forma en los fetos humanos un plexo tupido situado en la capa quinta y un plexo más laxo y pobre en ramas secundarias concentrado en la capa 4.ª. La riqueza del plexo de la capa 5.ª es ya notable en los fetos de término; pero, en realidad, éstos no revelan aún, por lo temprano é imperfecto del desarrollo, todo lo que serán con el tiempo. Para sorprenderlos en toda su

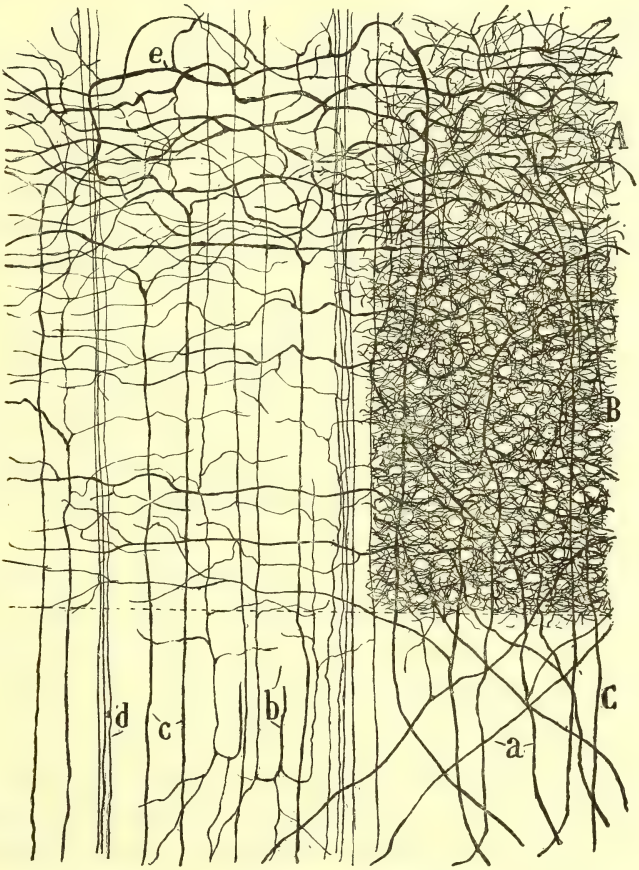


Fig. 708. — Plexos nerviosos de las zonas cuarta y quinta de la corteza visual del niño de veinte días. — A, zona cuarta; B, zona quinta; C, zona sexta; *a*, fibras ópticas; *b*, axones de células de la capa sexta; *c*, axones ascendentes de corpúsculos piramidales de la capa octava; *d*, haces de axones de pirámides medianas y pequeñas; *e*, arcos de fibras ópticas con colaterales ascendentes.

complicación é intrincamiento, es preciso acudir al niño de un mes ó más, época en la cual las arborizaciones secundarias y terciarias han acabado su evolución. En la figura 708, B, mostramos el plexo óptico en todo su desarrollo. Repárese que entre las células de la capa 5.ª existe un fieltro fibrilar apretadísimo, que se condensa especialmente, formando ni-

dos complejísimos, en torno de los granos y de las células estrelladas de axon ascendente. Al nivel de la zona 4.ª el plexo subsiste aún, pero sus mallas son más amplias, resaltando en ellas los gruesos corpúsculos estrellados (fig. 708, A).

Hemos afirmado anteriormente que los tubos arborizados en la raya de Gennari eran de naturaleza óptica y ahora debemos justificar esta aserción exponiendo las razones en que se funda.

Son éstas :

1.ª Las fibras llegadas á la estría de Gennari desde la substancia blanca son más gruesas por lo común que los conductores de asociación y que las fibras callosas, y corresponden bastante bien en diámetro á los robustos tubos medulados nacidos en el cuerpo geniculado externo.

2.ª La presencia de espesos tubos aferentes parece ser un rasgo característico de la corteza sensorial, pues ocurre lo mismo en la región sensitivo-motriz y olfativa ; en cambio, faltan en la llamada corteza de asociación.

3.ª Las observaciones clínicas y anatómicas nos dicen que en la corteza visual acaba el caudaloso sistema de fibras ópticas, llamado *radiación de Gratiolet ;* en consecuencia, resulta muy natural estimar las referidas fibras de la estría de Gennari como las porciones terminales de los conductores de la citada radiación, con tanto más motivo, cuanto que los susodichos conductores centrípetos son extraordinariamente numerosos y se comportan todos del mismo modo.

4.ª Diversos observadores y nosotros mismos hemos notado que en los ciegos ó tuertos (por lesión periférica), el plexo de la estría de Gennari disminuye mucho en riqueza, desapareciendo casi todas sus fibras gruesas.

La estría de Gennari contiene, además de las fibras ópticas, numerosas arborizaciones libres de fibras endógenas, las cuales, en obsequio á la brevedad, no describiremos por la menuda. Citaremos entre ellas: 1.°, arborizaciones libres de axones de neuronas yacentes en zonas inferiores, sobre todo de las pirámides de cilindro-eje arqueado y recurrente; 2.°, colaterales nerviosas de las células estrelladas grandes y medianas de las zonas 4.ª y 5.ª; 3.°, arborizaciones terminales del axon de los granos y demás elementos de cilindro-eje corto (fig. 708).

Además de las fibras centrípetas de origen óptico, es posible que existan también otros conductores llegados de la substancia blanca y de asociación. Pero hasta hoy no nos ha sido posible ponerlos en evidencia.

Fibras eferentes ó vía óptica motriz ó descendente. — Desde el cerebro baja hasta los focos motores una vía óptica especial. Según Flechsig, esta vía descendente se pondría en comunicación con los núcleos de origen de los nervios de los globos oculares. Dos clases de argumentos obligan á admitir la existencia de estos conductores centrífugos.

1.° Las experiencias de Munk, Schaffer, Danillo, etc., que produje-

ron movimientos conjugados de los globos oculares excitando la esfera visual. 2.° Las observaciones anatomo-patológicas de von Monakow, Zacher, Bechterew y otros, autores que han probado que, cuando se extirpa la corteza visual, se desarrolla una degeneración descendente en un fascículo nervioso que ocupa en el pedúnculo el plano más externo de éste, probablemente el quinto lateral, paraje donde se instalan también las fibras descendentes de la esfera auditiva.

Hasta hoy no ha sido posible demostrar anatómicamente la presencia de esta vía importante exigida por la teoría. No obstante, en el ratón de pocos días, nosotros hemos logrado ver que ciertas pirámides residentes en la estría de Gennari, remiten el axon descendente á la misma radiación de Gratiolet, bajando con ella hasta el tálamo; mas dada la enorme longitud del trayecto, se comprenderá que no hemos logrado perseguir estas fibras hasta su paradero. De todos modos, de nuestras observaciones resulta que la radiación óptica contiene dos clases de fibras: las ascendentes y descendentes, con lo que las presunciones de Flechsig reciben plena confirmación.

Examen de otras circunvoluciones visuales.—Hasta aquí hemos hablado exclusivamente de la textura de la cisura calcarina, punto en que la organización de la corteza visual es más complicada y específica; pero nuestro examen ha recaído también en el territorio de la cuña y lóbulo lingual, regiones en que aparecen rasgos de estructura análogos á los descritos. Hay, sin embargo, algunas diferencias esenciales entre estas regiones y la fisura calcarina, las cuales atañen á las capas de células estrelladas y al plexo de Gennari. He aquí estos contrastes de estructura reducidos á breves aspiraciones:

1.° El número de las células estrelladas pequeñas y grandes de las capas 4.ª y 5.ª disminuye mucho conforme nos alejamos de la fisura calcarina, entremezclándose ya con estos elementos multitud de pirámides cuya presencia tiende á borrar las diferencias existentes entre la corteza visual específica y la corteza de asociación.

2.° Las fibras ópticas formadoras del plexo de Gennari (capas 4.ª y 5.ª) son mucho menos abundantes en la cuña y lóbulo lingual que en la cisura calcarina. Por lo cual las arborizaciones nerviosas terminales son más laxas y menos riguroso el contraste del plexo con las zonas limítrofes.

3.° Otro rasgo diferencial consiste en la disminución de las células pequeñas y medianas de axon arqueado ascendente de las zonas 6.ª y 8.ª y del incremento progresivo de las pirámides medianas conforme nos alejamos de la fisura calcarina.

De todo lo cual, si no es posible sacar una conclusión fisiológica segura, se deduce al menos una conjetura muy verosímil, á saber: que el lugar cortical de la foseta central de la retina es la fisura calcarina, mien-

tras que la cuña, lóbulo lingual, precuña, etc., representan quizás la proyección de las regiones periféricas de dicha membrana.

Sin embargo, las investigaciones modernas de Henschen (1), basadas sobre la observación de varios casos muy expresivos de lesión de las vías visuales, tienden á probar, que las paredes y fondo de la fisura calcarina representan por entero los cuatro cuadrantes retinianos. El labio superior de dicha fisura corresponde á los cuadrantes dorsales, el inferior á los ventrales y el fondo al meridiano horizontal.

En resumen, la corteza visual se reconoce fácilmente en el hombre y animales girencéfalos por estos cuatro rasgos esenciales:

1.° Presencia de un plexo nervioso apretado intermediario formado por las arborizaciones finales de las fibras ópticas.

2.° Existencia en el espesor de este plexo de un tipo especial de células de axon largo, el corpúsculo estrellado. En los animales este elemento es escaso y forma una sola capa; pero en el hombre aparece muy abundante y constituye dos robustos estratos superpuestos.

3.° La existencia de zonas especiales donde viven elementos piramidales de axon arqueado y ascendente ramificado en la capa de las células estrelladas.

4.° En fin, la escasez de pirámides gigantes, las cuales se limitan á formar una hilera discontinua situada por debajo, á cierta distancia de la zona de las referidas células estrelladas.

(1) *Henschen*: Klinische und anatomische Beiträge zur Pathol. des Gehirns, 4e theil. Upsala, 1903.

CAPITULO XXXIX

CORTEZA ACÚSTICA HUMANA

Corteza de la ínsula de Reil. — Corteza acústica en los mamíferos girencéfalos.

Lugar cortical de la audición.— El examen histológico de la corteza topográfica implica, si ha de ser fructífero, el previo conocimiento de la actividad específica de la región examinada. Conviene, pues, antes de emprender el análisis estructural, interrogar á los fisiólogos y patólogos acerca de cuál sea el lugar cerebral de la audición. La fisiología representada por Munk, Luciani, Ferrier y Seppillini, nos dicen que en los mamíferos (mono, perro, etc.), el foco acústico reside en un área bien circunscrita del lóbulo esfenoidal. Según Munk, localízase en el perro hacia el centro de las dos circunvoluciones posteriores descendentes de dicho lóbulo. Por lo que toca al hombre, la clínica enseña que la esfera acústica corresponde á los dos tercios anteriores de la primera circunvolución esfenoidal. En sentir de Déjerine, la región del lenguaje, que comprende una gran parte de la corteza de sensación y no poca de la que, en consonancia con las ideas de Flechsig, cabría llamar *corteza de asociación*, se extiende á todo el contorno de la cisura silviana, primera circunvolución esfenoidal, circunvoluciones de la ínsula, y se prolonga aun hacia atrás hasta la base del lóbulo occipital, del cual abarca un buen trozo. Parecidas localizaciones dan Monakow y otros neuro-patólogos.

Resulta, pues, que si se explora en el hombre la primera circunvolución esfenoidal, particularmente en sus dos tercios anteriores, se puede estar seguro de estudiar una legítima región acústica. Por este motivo hemos preferido esta región, á la que principalmente concierne cuanto en las páginas siguientes pensamos exponer. Y puesto que algunos patólogos incluyen la ínsula entre las circunvoluciones acústicas, hemos consagrado también alguna atención á esta provincia cerebral, aunque no tanto como á la citada circunvolución esfenoidal (1).

Apuntes históricos. — Nuestras investigaciones bibliográficas sobre la textura de la corteza esfenoidal del hombre, apenas han permitido reunir algunos datos históricos. En realidad, la citada circunvolución esfenoidal ha sido considerada, bajo el aspecto estructural, como idéntica en

(1) Véase *Cajal:* Corteza acústica. *Rev. trim. micr.*, Tomo V, 1900.

el fondo á la corteza típica y no ha llamado, por tanto, la atención de los histólogos. Sólo Betz (1) y Schlapp (2) se han ocupado algo, aunque de pasada, en el tema. También Hammarberg (3) consagra algunos párrafos y una figura á la primera circunvolución temporal humana. Este último sabio, el único que ha emprendido un análisis histológico sistemático, fundado en el método de Nissl, de toda la corteza, reconoce en dicha circunvolución las zonas siguientes :

1.ª *Capa molecular*, compuesta de escasas células aisladas. 2.ª *Capa de las pirámides pequeñas* ; posee elementos piramidales, cuyo diámetro oscila entre 9 y 15 μ. 3.ª *Capa de las pirámides gruesas.* Comprende las medianas y grandes de la corteza motriz. Los corpúsculos más voluminosos tienen 20 por 30 μ. 4.ª *Capa de los granos.* Habitan pequeñas pirámides y células irregulares. 5.ª *Capa de las células gangliónicas.* Representa la zona de las pirámides grandes profundas de otras regiones corticales ; posee células piramidales de 20 por 30 μ y otras pirámides medianas y pequeñas. 6.ª *Capa de las células fusiformes.* Corresponde á la quinta de Meynert de la corteza típica; es sumamente espesa, llegando á 1'20 milímetros ; encierra células fusiformes de 9 por 30 μ.

Según Schlapp, en el mono, la corteza esfenoidal es idéntica á la que él llama *tipo cortical segundo*, es decir, una especie en la cual las capas de *células piramidales grandes pignomorfas* se presentan cortadas por la interposición de una capa de granos, en dos subestratos externo é interno. En junto, dicha corteza constaría de siete zonas, que corresponden bastante bien á las de Hammarberg, salvo el aumento de una capa, la tercera ó de pirámides medianas, que el sabio sueco incluía en la de pirámides grandes.

En cuanto á Betz, limítase á afirmar que la corteza de las tres circunvoluciones esfenoidales tiene su característica en la presencia de una gruesa capa 5.ª ó de las células fusiformes, y en la existencia, en el punto correspondiente á la tercera zona ó de pirámides grandes, de un estrato de granos ó de pequeños elementos.

Nuestras observaciones sobre el número de capas, coinciden con las de Betz y Hamarberg; pero lo vicioso de la nomenclatura de estos autores, que tiende á perpetuar errores de concepto sobre la composición de los estratos, nos obliga á cambiar los nombres de algunos de ellos. He aquí, pues, las zonas que se nos han presentado en los buenos preparados de Nissl, de la corteza adulta:

1.ª, *capa plexiforme;* 2.ª, *capa de las pequeñas pirámides*; 3.ª, *capa de las medianas pirámides*; 4.ª, *capa de las pirámides gigantes*; 5.ª, *capa de los pequeños corpúsculos estrellados* (granos); 6.ª, *capa de las pirámides medianas y grandes profundas*; 7.ª, *capa de los elementos fusiformes y triangulares.* Las zonas hondas, es decir, la quinta, sexta y séptima, poseen un notable espesor, hasta el punto de que, reunidas, suman un grueso superior á las otras zonas externas. En la fig. 709, mostramos los citados estratos, numerados de fuera á adentro.

(1) *Betz* : *Centralblatt. f. die mediz. Wissenschaft*, 1881, nº 11-13.

(2) *Schlapp* : Die Zellenbau der Groshirnrinde des Affen, &. *Arch. f. Psychatrie.* Bd. 30, H. 2.

(3) *Hammarberg* : Studien uber Klinik und Pathologie der Idiotie, &. Upsala, 1895.

1.ª **Capa plexiforme.**—Estudiada en los preparados de Nissl y Golgi, presenta la misma composición que la capa homónima de la corteza típica; es decir, que encierra algunas pocas células especiales ú horizontales separadas por un plexo intersticial abundante, salpicado de núcleos neuróglicos y de pequeños y medianos elementos de axon corto.

En la fig. 709, I, pueden verse algunos elementos tomados de la corteza acústica humana.

2.ª **Capa de las pequeñas pirámides.** — Consta de los factores ya descritos en otras provincias corticales, á saber: pirámides ó células de axon largo y numerosas células de axon corto y semilargo. Abundan notablemente las células bipenachadas entre las cuales se ven tipos finísimos (fig. 710, *a*).

3.ª **Capa de las pirámides medianas.** —Consta igualmente de pirámides, cuya talla aumenta de fuera á adento, pero cuyos atributos morfológicos coinciden completamente (salvo el mayor volumen del soma y superior longitud del tallo) con los corpúsculos homólogos de la capa 2.ª (fig. 710, *f*). Las células de axon corto son aquí menos numerosas é imitan los mismos tipos que en la capa precedente, dominando los elementos de axon corto ascendente, descompuesto en largas ramas horizontales. Entre las bipenachadas, que son relativamente abundantes, llama sobre todo la atención una variedad, cuyas dendritas aparecen rizadas y sumamente enredadas, y el axon se resuelve en cestas pericelulares (figura 710, *d*). Por lo demás, la producción de cestas nerviosas encuéntranse también en otras bipenachadas, de forma común, pero de talla bastante grande y dendritas sumamente largas.

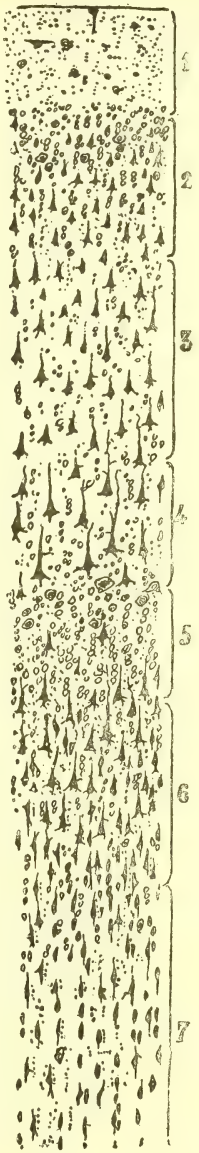


Fig. 709.—Corte transversal de la circunvolución temporal primera del hombre adulto. Método de Nissl.—1, plexiforme; 2, pequeñas pirámides; 3, medianas pirámides; 4, grandes pirámides superficiales; 5, granos ó pequeñas células estrelladas; 6, pirámides medianas profundas; 7, elementos fusiformes.

4.ª **Capa de las pirámides grandes.**—Consta de pocas hileras de pirámides robustas, pero no tan voluminosas como las de la zona motriz, dado que no pasan de 20 por 28 μ. Según aparece en la fig. 711, A, poseen



Fig. 710.—Células piramidales de las zonas segunda y tercera.—A, capa plexiforme; B, pequeñas pirámides; C, medianas pirámides; *a*, *b*, pequeñas pirámides; *f*, mediana pirámide; *d*, bipenachada de dendritas flexuosas; *c*, célula de axon arqueado y ascendente; *e*, paquete de tallos piramidales.

un soma triangular provisto de largas dentritas descendentes y oblícuas, y un tallo espeso prolongado hasta la capa primera. Entremezclados á estos elementos yacen bastantes corpúsculos de axon corto, pertenecien-

tes en su mayoría á los tipos bipenachados y á los de axon ascendente de Martinotti (granos).

5.ª **Zona de las pequeñas células estrelladas** *(granos)*.— Examinando esta capa en los preparados de Nissl, se presenta formada por series verticales, apretadas, de pequeños elementos poliédricos ó fusiformes, en-

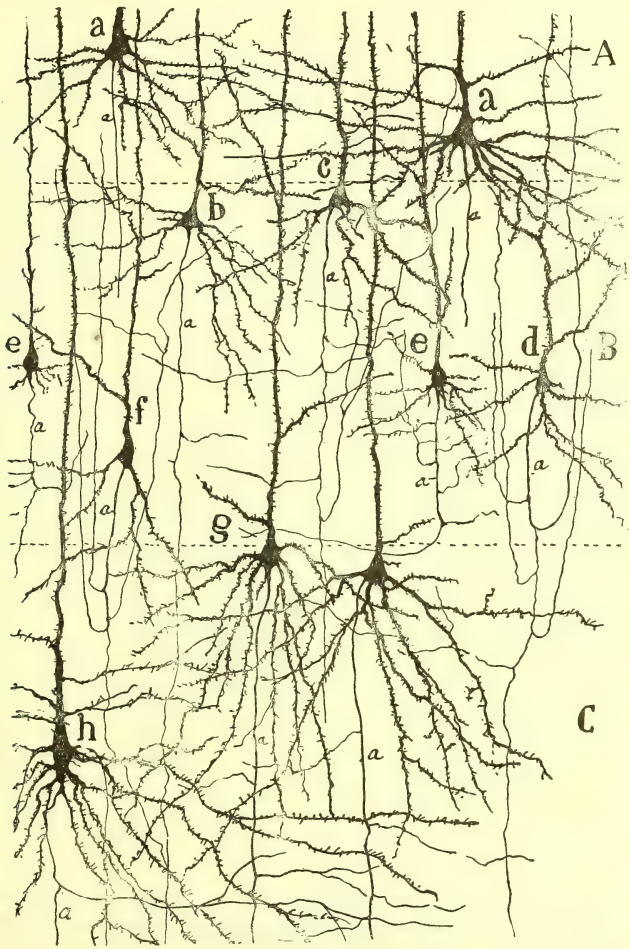


Fig. 711. — Células de las zonas cuarta (A), quinta (B) y sexta (C) de la primera circunvolucióa esfenoidal del niño de veinticinco días. — *a*, pirámides grandes superficiales; *b*, *c*, pirámides pequeñas de la capa quinta; *e*, *d*, *f*, pirámides de axon resuelto en parte en colaterales arciformes; *g*, *h*, pirámides grandes de la zona sexta.

tremezclados de algunas pirámides pequeñas. En el plano más superficial hallánse algunos elementos estrellados grandes, de protoplasma pálido estirado en dendritas divergentes (fig. 709, 5).

El cromato de plata revela en esta capa dos categorías principales de

células : pirámides pequeñas y corpúsculos estrellados ó fusiformes de axon corto (fig. 712, A). La semejanza que existe entre todos estos elementos y los ya descritos en la capa de los granos de la corteza típica, hace inútil toda enumeración detallada. Las figs. 711, B y 712, dan además suficiente idea de los tipos celulares principales.

Haremos notar solamente que la zona 5.ª está casi enteramente formada por células de axon corto y semilargo, pues hasta las pequeñas

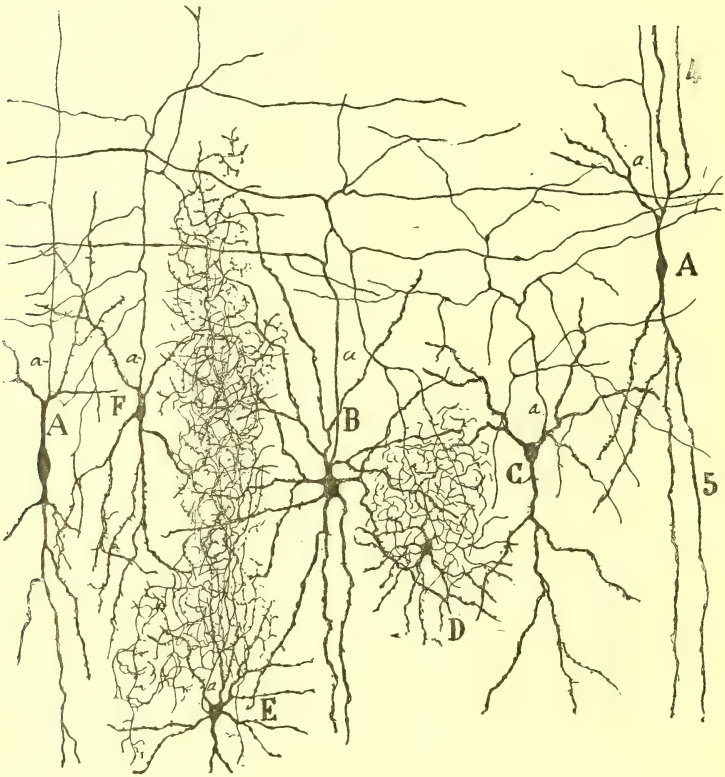


Fig. 712.—Diversos tipos de células de axon corto de la zona quinta. Niño de un mes. — A, células fusiformes de axon ascendente ; B, célula de axon resuelto en larguísimas ramas horizontales ; C, F, células de arborización nerviosa menos extensa ; E, célula neurogliforme de axon resuelto en un plexo complicadísimo salpicado de nidos ; D, célula neurogliforme de arborización nerviosa apretada ; 4, capa de las pirámides grandes superficiales ; 5, granos.

pirámides, cuyas principales ramas son recurrentes, envían el grueso de su ramificación nerviosa á las capas superpuestas. Y como este estrato puede considerarse como central ó intermedio, resulta que tales elementos escogen como residencia aquel punto estratégico desde el cual, con mayor economía de trayecto, pueden establecer un gran número de re-

laciones con células de axon largo y preferentemente con las pirámides de las capas 4.ª y 3.ª.

6.ª **Capa sexta ó de las células piramidales grandes y medianas profundas.**—Examinada en los preparados de Nissl, se presenta formada esta zona por una gran cantidad de pirámides alargadas de 20 á 30 μ, entre las cuales mora bastante cantidad de substancia plexiforme. El método de Golgi denuncia legítimas pirámides de talla considerable, pero de soma algo más angosto que las pirámides de la capa cuarta. En la figura 711, *h*, *g*, revelamos algunas células de este género que, por repetir la morfología tan conocida, no describimos detalladamente. Además de las gruesas y medianas pirámides que representan, sin duda, el elemento principal de esta capa, viven también en ella los siguientes tipos de neuronas: *a*) Células triangulares de axon descendente. Son en realidad pirámides provistas de tallo radial y de axon largo, pero cuyo soma aparece irregularizado por la presencia de una excrecencia lateral, de donde brota un penacho de dendritas (fig. 716, A, J). *b*) Células fusiformes de cilindro-eje ascendente. Son también muy abundantes en la zona sexta, y aunque adoptan varias formas, afectan sobre todo la fusiforme con dendrita polar ascendente, ambas descompuestas en penachos. El axon nace del tallo superior, atraviesa los granos, á los que suministra ramas y se prolonga acaso hasta la zona primera (fig. 715, G). *c*) Gruesos corpúsculos de axon ascendente dotado de largo tallo radial y soma piramidal ú ovoideo, guarnecido de dendritas descendentes (fig. 715, D). El axon desciende á menudo cierto trecho, traza después un arco y se remonta hacia las capas superficiales. Del arco nace una rama descendente que acaso llegue á la substancia blanca. Como se ve, este corpúsculo copia, pero en mayor tamaño y con menos lujo de colaterales, á la pirámide pequeña de la capa quinta. *d*) Células de Golgi grandes y aun colosales, de soma estrellado y axon descendente, horizontal ó ascendente, resuelto á corta distancia en una extensa ramificación nerviosa (fig. 715, F).

Células específicas de la corteza acústica.— Así llamamos ciertos elementos fusiformes gigantes descubiertos por nosotros en la corteza acústica humana (1) y que hasta hoy no se nos han presentado jamás en ningún otro lugar cortical. La constancia con que en todos nuestros preparados de la primera circunvolución esfenoidal humana, así como en los de la ínsula de Reil se presentan tales corpúsculos, nos inclinan á considerarlos como un factor importante de la función auditiva, aunque en el estado actual de la ciencia sea imposible imaginar cuál sea el oficio que desempeñan en la audición mental. Residen las células aludidas en todas las zonas de la corteza acústica, menos en la primera, pero son poco numerosas en la segunda, más frecuentes en la tercera, cuarta y quinta, y

(1) *S. Cajal*: *Revista Ibero-americana de Ciencias Médicas*, Marzo, 1889. Véase también *Rev. trim.*, tomo V, 1900.

más todavía en las sexta y séptima. Afectan forma fusiforme ó triangular, dirigiéndose más ó menos horizontalmente sus robustas expansiones polares (fig. 713. El diámetro del soma supera al de las mayores pirámides de la corteza acústica, toda vez que oscila entre 40 y 60 μ. Sin embar-

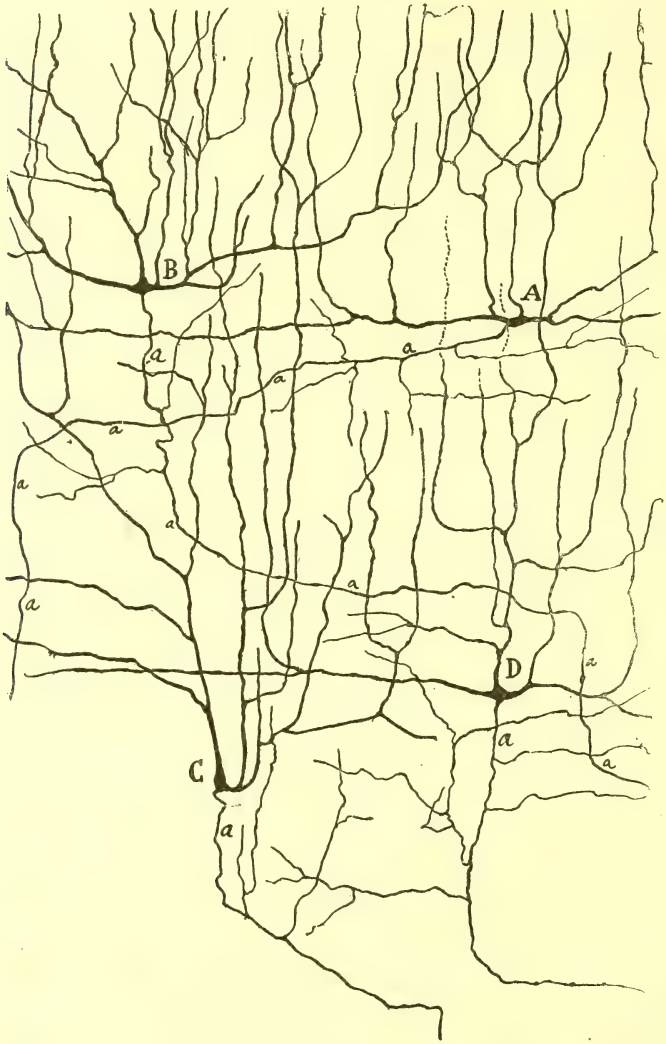


Fig. 713.—Cuatro elementos específicos gigantes de la primera circunvolución esfenoidal del niño de un mes.—A y B, células halladas en la zona cuarta; C, D, células encontradas en la sexta; *a*, axon. En esta figura no aparece sino una parte de la arborización dendrítica. Obj. A. Zeiss.

go, esta talla ha sido tomada en las preparaciones del niño de un mes, coloreadas por el cromato de plata; en el adulto son algo menos voluminosas, á causa sin duda de haberse gastado una parte del protoplasma en

modelar definitivamente las dendritas. Los tallos protoplásmicos polares son en número de dos, tres ó más y marchan de ordinario en sentido paralelo á la corteza y recorriendo un itinerario larguísimo, tanto que en ciertos casos pasa de una décima de milímetro. Estos brazos se dicotomizan varias veces, arqueándose á menudo y tornándose ascendentes á una distancia variable con la profundidad de la célula; en las capas externas este arqueamiento empieza á gran distancia, pero en las células habitantes en la zona sexta y séptima, no es raro ver que dichos tallos marchan desde luego hacia afuera con más ó menos oblicuidad (fig. 713, C). Pero las ramas principales y más numerosas de los tallos son las ascendentes, las cuales nacen á menudo en ángulo recto, se dividen repetidamente y cubren de ramillas un perímetro considerable de la substancia gris. En ningún caso estas ramas ascendentes llegan hasta la capa plexiforme; siempre terminan en el espesor mismo de la substancia gris. Por lo demás, el aspecto de todas estas ramas es tan característico, tanto por su dirección como por su modo de ramificación, que aun cuando se las halle aisladas en los cortes, nunca se las confunde con los tallos ó dendritas de las demás células corticales, de las que discrepan además por la ausencia de espinas colaterales.

El cilindro-eje es muy espeso, más que el de las pirámides gigantes; nace á menudo de un lado de la célula, marcha ya horizontal, ya oblícuamente en su trayecto inicial, y después de trazar grandes revueltas que hacen difícil su persecución, se incorpora á la substancia blanca, en donde se continúa con un tubo nervioso robusto. En las células más inferiores, el axon puede descender desde el principio; pero en las emplazadas en planos más externos el trayecto resulta á menudo escaleriforme y accidentado por grandes recodos y revueltas, circunstancia que permite distinguir, al primer golpe de vista, estos cilindros-ejes de las pirámides gruesas de las capas cuarta y sexta. Durante su curso, suministran infinidad de colaterales, en gran parte horizontales y repetidamente divididas, que se terminan á no muy grandes distancias; algunas, particularmente las pertenecientes á los corpúsculos específicos más inferiores, adoptan trayecto recurrente. En la fig. 714, *a*, mostramos una célula especial acústica, cuyo axon suministraba lo menos 14 ó 15 colaterales, de las que sólo aparecen seis en la copia, por no haber sido posible representar todo el curso de la expansión funcional. Esta interesante célula, que presentamos bajo un aumento de 20 á 30 veces solamente, residía en la zona de las pirámides medianas, paraje donde no son bastante raras.

Lástima grande que no hayamos podido completar la historia de estos singulares corpúsculos gigantes con alguna observación relativa á sus conexiones, sobre todo las que debe entablar con la vía acústica terminal. Si tal observación se efectuara algún día, podían asimilarse quizá tales corpúsculos á los estrellados grandes residentes en la zona cuarta de

la corteza visual, á los cuales se parecen por carecer de tallo radial y por su gran estatura.

7.ª **Capa séptima ó de las células fusiformes y triangulares.**—Consta de los mismos elementos que la corteza típica y visual; así, que no nos

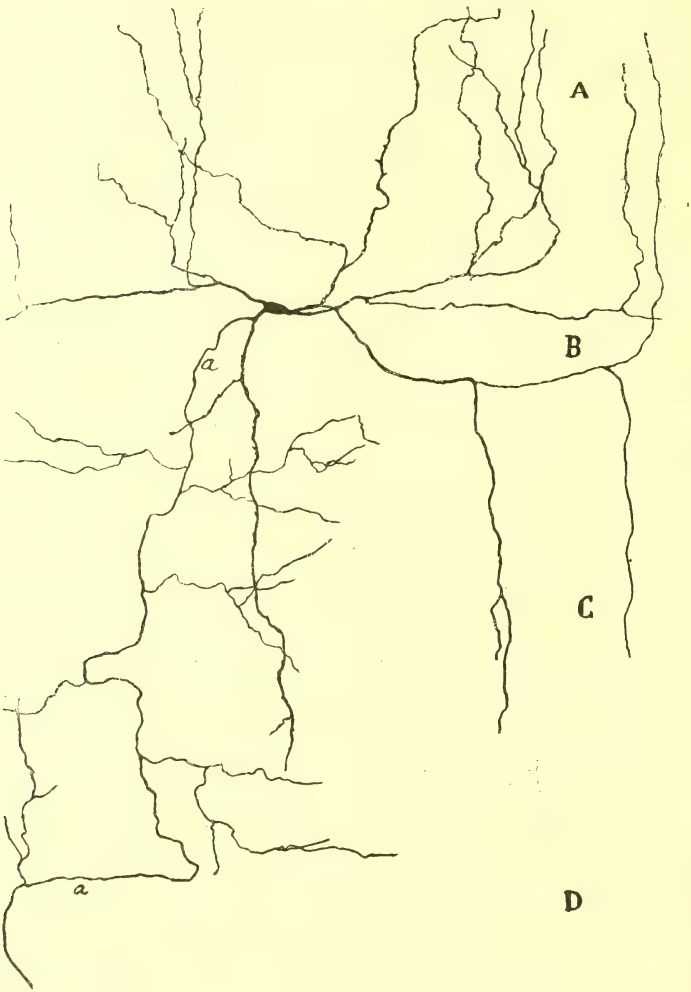


Fig. 714.—Célula específica gigante de la corteza esfenoidal del niño de un mes. El axon no se ha dibujado, por economía de lugar, sino en una parte de su trayecto. — A, zona de las pequeñas pirámides; B, medianas pirámides; C, grandes pirámides superficiales; D, granos; *a*, axon. Examen con débil aumento.

detendremos en puntualizarlos menudamente. En la figura 715 reproducimos algunos de ellos, entre los cuales sorprenderemos pirámides medianas (F), células triangulares de axon largo descendente (A), células piramidales de robustas colaterales arciformes y recurrentes (B) y, en

fin, corpúsculos estrellados grandes de axon ascendente largo (D) y corto ó descompuesto dentro mismo de este territorio, en larguísimas ramas horizontales (E).

Plexos nerviosos de la corteza acústica y fibras centrípetas de la misma. — Cuando se examina un corte de la circunvolución primera es-

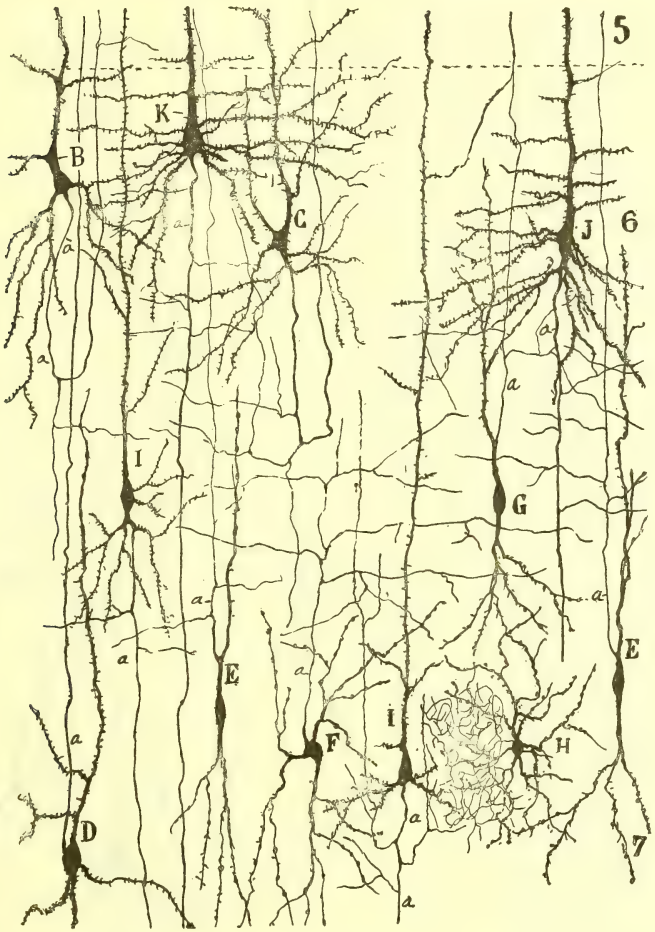


Fig. 715.— Diversos tipos celulares de la zona sexta y principio de la séptima. Niño de un mes.—5, zona de los granos; 6, zona de las medianas pirámides profundas; D, B, gruesas células de axon ascendente largo; J, K, gruesas pirámides de axon largo; C, célula gruesa poligonal de axon largo, cuyo cilindro eje daba tres robustas colaterales ascendentes; E, G, menudas células de axon descendente largo; F, célula de axon corto resuelto en ramas horizontales; H, tipo neurogliforme; I, células fusiformes ó piramidales pequeñas.

fenoidal del hombre adulto, previa coloración con el método de Weigert, aparecen en la corteza numerosos y apretados plexos de tubos medulados. Prescindiendo de las fibras paralelas gruesas ó tangenciales de la zona

primera y del plexo fino y laxo de las zonas segunda y tercera, plexos que nada tienen aquí de original, toda vez que reproducen completamente la disposición bien conocida de la corteza motriz y visual, llama

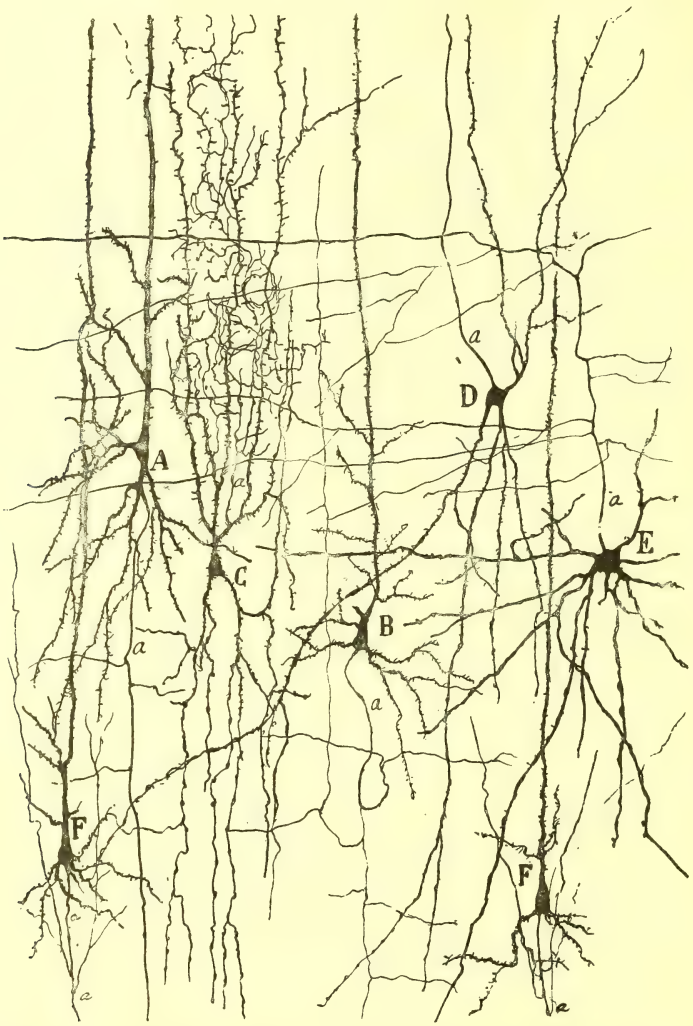


Fig. 716.—Diversos tipos celulares de la capa séptima. Niño de un mes.—A, célula triangular de axon largo; F, pirámides algo ovoideas con dendritas basales cortas y colaterales nerviosas recurrentes; B, pirámide provista de colaterales más robustas que la porción descendente del axon; C, célula bipenachada grande; E, célula gigante de axon corto descompuesto en largas colaterales horizontales.

la atención un plexo intrincado y muy tupido, que se extiende desde la substancia blanca hasta el espesor de la zona cuarta. El punto donde las mallas del plexo son más finas y apretadas, es decir, donde la riqueza de

fibras es mayor, coincide con la capa quinta ó de los granos, en la cual destacan, además, robustos tubos medulados de curso horizontal y de gran longitud. Estos tubos gruesos mielínicos sorpréndense también, aunque menos en número, en la zona cuarta y hasta en la tercera (figura 717, 3 y 4).

Este primer resultado es ya interesante, pues prueba que también en la corteza acústica es la capa de los granos el punto de concurrencia de la mayoría de las fibras nerviosas y el paraje en donde las conexiones entre fibras aferentes y neuronas son más numerosas é íntimas.

Bajo este aspecto, los preparados de Golgi completan las revelaciones de los de Weigert. En el plexo de fibras nerviosas que aparece en la corteza acústica del niño de treinta días la confusión es aún grande á causa de lo complicado de la urdimbre; empero no es empresa inabordable la persecución total de algunas fibras generadoras de los plexos y, singularmente, del más complejo y rico, yacente en la zona quinta.

Estas preparaciones del cromato de plata revelan un hecho importante: que la mayoría de los tubos horizontales ramificados en la zona quinta representan conductores centrípetos llegados de la substancia blanca. Trátase de fibras gruesas que atraviesan, ya radial, ya oblícuamente, las zonas inferiores, generalmente sin dividirse, y las cuales, una vez arribadas á la zona sexta ó quinta, tórnanse horizontales, marchando durante largas distancias por la zona de los granos, á la cual abandonan numerosas colaterales arborizadas en torno de los elementos en ella residentes. Las arborizaciones finales no son, sin embargo, tan ricas y tupidas como las que hemos hallado en la estría de Gennari de la corteza visual (figura 717, 5). Es muy posible que existan otras fibras centrípetas, acaso lo sean ciertos conductores largos que se remontan á veces hasta la zona

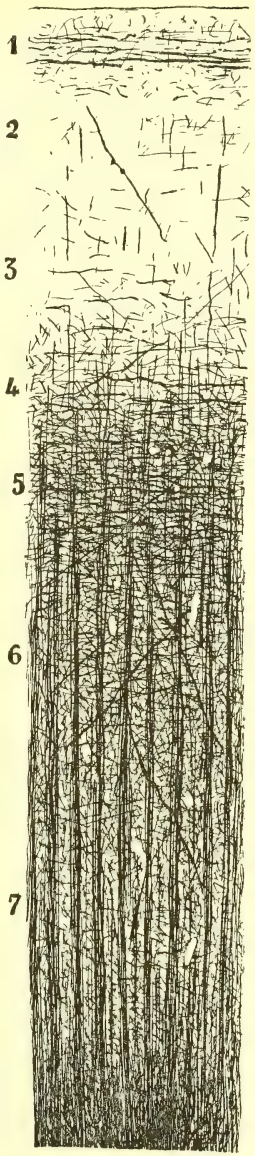


Fig. 717. — Corte de la primera circunvolución esfenoidal del hombre. Método de Weigert Pal. Los números corresponden á los de las zonas.

plexiforme ó primera, pero las dificultades con que hemos tropezado para perseguirlas, nos han impedido fijar su origen y terminación.

En suma : la corteza acústica exhibe, como la visual y la motriz, fibras centrípetas arborizadas entre las células, á las que conducen algún impulso brotado en lejanos centros. Al tratar de la corteza visual hemos afirmado resueltamente que las mencionadas fibras centrípetas representaban conductores visuales de tercer orden, nacidas en el cuerpo geniculado externo y generadoras de la radiación de Gratiolet. ¿Serán también las citadas fibras centrípetas conductores acústicos de tercer orden dimanadas del cuerpo geniculado interno? Probable, más no seguro parece.

En el supuesto de que las referidas fibras representaran la vía acústica central, podría fácilmente comprenderse la marcha del impulso sonoro. La corriente pasaría desde el citado plexo de la capa quinta á las innumerables células de axon corto y semilargo en ella residentes, así como á las células especiales y corpúsculos piramidales de las capas segunda, tercera, cuarta, sexta y séptima. Llevando más adelante nuestras suposiciones arriesgadas, podríamos también imaginar que la corriente absorbida por las células acústicas ó especiales, es la encargada de suscitar la sensación auditiva, después de lo cual, fluyendo por los axones de estos elementos, se propagaría hasta alguna región cortical donde fueran registrados y conservados los recuerdos de ruídos y sonidos ; mientras que la corriente absorbida por las pirámides, aprovecharíase para producir movimientos reflejos, dado que el axon de tales corpúsculos se incorpora á la corona radiante y acaba verosímilmente en aquellos focos motores cuyo concurso es necesario para el mejor aprovechamiento del aparato auditivo. Mas todo esto no pasa de la categoría de meras posibilidades.

Corteza acústica en otros mamíferos.—El lugar en donde según Munk reside la esfera acústica en el perro y gato, ha sido por nuestra parte objeto de algunas observaciones efectuadas, tanto con el método de Golgi como con el de Nissl. Los datos recogidos coinciden en parte con los que acabamos de exponer en la corteza humana ; mas no permiten perfeccionar más nuestro conocimiento de la estructura de la esfera auditiva. No haremos aquí un estudio circunstanciado de esta región en los mamíferos. Nos concretaremos á señalar algunos datos gráficamente presentados en las figs. 718 y 719.

El número de capas es menor en los animales que en el hombre. Así, en el gato falta una zona bien diferenciada de grandes pirámides superficiales ; en cambio, la capa de grandes pirámides profundas alcanza gran espesor y contiene corpúsculos de gran tamaño. Existe tambien la zona de los granos, pero no aparece bien limitada por afuera, estando sembrada de pirámides medianas que establecen una transición con la capa de las pirámides gigantes. Entre los granos (capa cuarta en el gato y perro) descúbrense también las pequeñas pirámides de axon arciforme, las células bipenachadas, aunque rudimentarias, y los corpúsculos neuro-

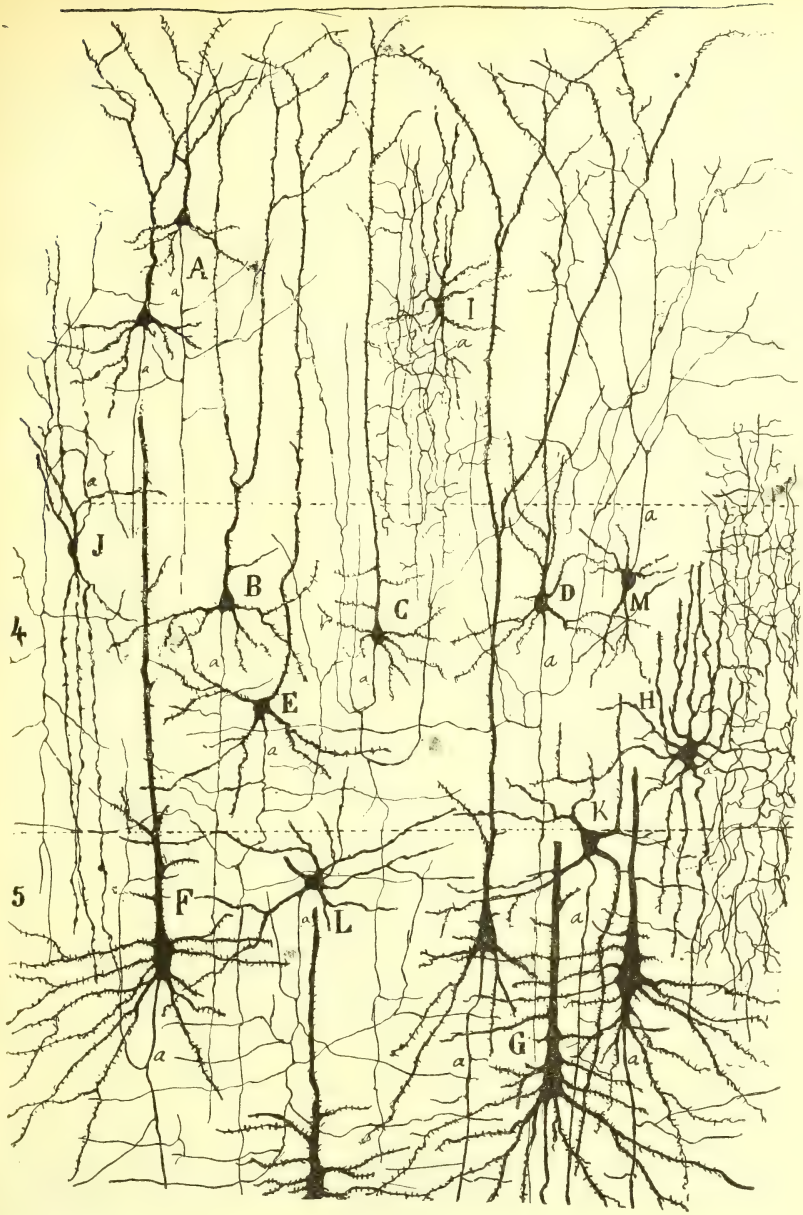


Fig. 718. — Diversos tipos celulares de la corteza esfenoidal del gato de veinticuatro días.—4, capa de los granos; 5, capa de las pirámides gigantes; A, pirámides pequeñas y medianas; B, pirámide mediana común de la zona cuarta; C, D, granos con colaterales nerviosas ascendentes terminadas en las zonas segunda y tercera; E, célula estrellada con tallo radial; F, G, pirámides gigantes; H, tipo gigante bipenachado con tupida arborización nerviosa; J, I, bipenachada de mediana talla y axon poco arborizado; K, célula de axon largo descendente; L, célula estrellada grande de axon corto dividido en ramas largas horizontales; M, célula de axon ascendente ramificado en las zonas segunda y tercera.

gliformes, más grandes aquí que en el hombre y caracterizados por la extraordinaria riqueza del plexo que las arborizaciones del axon engendran (fig. 719, A, C).

Pero el hecho más significativo es el encuentro en las zonas cuarta, quinta y sexta de unos corpúsculos especiales desprovistos de tallo radial

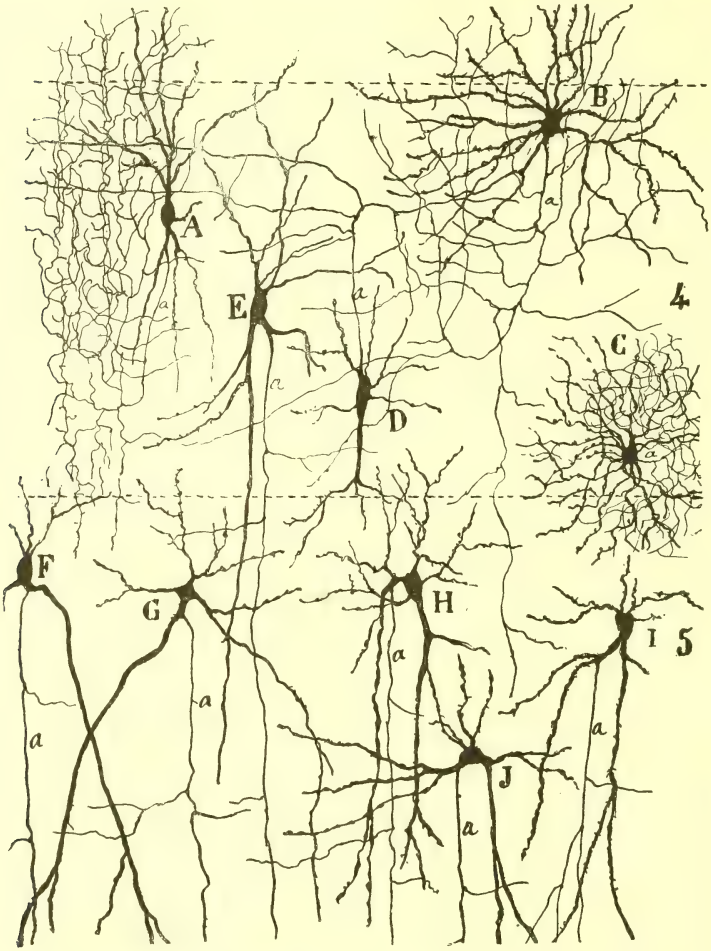


Fig. 719.—Células de las capas cuarta y quinta del cerebro esfenoidal del gato.—4, capa de los granos; 5, capa de las pirámides gigantes; A, tipo de célula bipenachada; C, neurogliforme; B, célula estrellada de axon corto; D, célula fusiforme de axon corto dividido en ramas horizontales; F, E, G, H, I, J, variedades morfológicas de un tipo celular desprovisto de tallo radial y con axon largo descendente.

externo y dotado de un axon largo descendente, incorporado á la substancia blanca. Estos corpúsculos, entre los cuales se encuentran tipos medianos y tipos gigantes (fig. 719, F, E, D, H), tienen algún parecido con las células acústicas especiales. De ellas discrepan, sin embargo, por carecer de las dendritas horizontales, larguísimas, y por presentar casi

todas un robusto tallo descendente. Fibras centrípetas no hemos podido hallar en dichos animales. Pero es preciso confesar que nuestros estudios han sido harto someros, y que un análisis más porfiado y penetrante hubiera seguramente allegado datos más importantes.



Fig. 720.— Corte vertical de la corteza de la ínsula del niño de un mes. Zona quinta ó de las pirámides y fusiformes grandes. — A, B, pirámides grandes ordinarias; D, C, células fusiformes de penacho descendente; E, F, células provistas de dos ó más tallos ascendentes prolongados hasta la capa primera; G, célula estrellada con dos tallos radiales; H, I, células pequeñas de axon largo de la zona cuarta; *a*, axon.

CORTEZA DE LA ÍNSULA

Coincide estructuralmente la corteza insular con la primera esfenoidal, con la que, además de otros rasgos comunes, se identifica por uno

importante : la presencia de las células especiales acústicas, las cuales adoptan la misma posición y forma que dejamos consignada. Otro rasgo, pero éste es privativo de la corteza insular, consiste en la especial morfología de las células piramidales gigantes externas. La mayoría de ellas afecta figura de huso muy prolongado y llama la atención, además, el que las dendritas basales, en vez de emanar del soma, proceden del cabo inferior de un largo tallo descendente (fig. 720, D, G).

El axon mismo brota también de esta singular expasión. En la fig. 720, presentamos las variantes morfológicas de estos singulares corpúsculos que, por lo demás, se comportan como pirámides ordinarias. En fin, otra particularidad es la existencia por debajo de la capa de células fusiformes (zona séptima) de una zona de substancia blanca *(cápsula extrema* de los autores) seguida de un estrato gris especial que probablemente representa una dependencia del cuerpo estriado. Nos referimos al *claustrum* ó antemuro, reunión de células estrelladas de gran tamaño, que no parecen tener relación con la corteza insular.

CAPÍTULO XL

CORTEZA MOTRIZ Ó SENSITIVO-MOTRIZ

Localización fisiológica. —Estiman los anatomo-patólogos y fisiólogos como corteza motriz en el hombre las dos *circunvoluciones rolándicas (frontal ascendente* y *parietal ascendente)*, el *lóbulo paracentral*, el *cabo posterior de las circunvoluciones frontales* 1.ª, 2.ª y 3.ª, y un trozo vecino del *lóbulo parietal.* Toda esta vasta región, situada en el centro de la bóveda cortical, comprende tres focos escalonados de arriba á abajo, á saber : el *sensitivo motor del miembro inferior*, el *sensitivo motor del miembro superior*, y finalmente, el más bajo de todos, ó sea el *sensitivo motor de la cara.* En los animales girencéfalos, tales como el macaco y el orangután (Ferrier, Horsley y Beevor, etc.), esta situación relativa de la esfera sensitivo-motriz se mantiene, con ligeras variantes. Nótase, sin embargo, tendencia de las áreas motrices parciales á dislocarse hacia arriba y adelante, no rebasando apenas posteriormente la cisura de Rolando. En el perro, según las experiencias fisiológicas de Munk (1), la esfera motriz corresponde á los bordes del surco crucial (circunvoluciones marginales pre y post-cruciales del lóbulo frontal).

Cuando tales parajes son lesionados sobrevienen, no sólo parálisis motrices, sino perturbaciones sensitivas, señaladamente si las ablaciones recaen en la región rolándica (Luciani, Flechsig, Henschen, Déjerine, Mott, Schaffer, etc.). Los autores que, como Ferrier, Monakow y Nothnagel, sitúan la terminación de las fibras sensitivas en otras provincias corticales (lóbulo parietal, circunvolución del hipocampo, etc.), profesan una opinión en desacuerdo con la clínica y las experiencias fisiológicas.

Estructura comparada de las circunvoluciones principales motrices.—La circunvolución central ascendente, el cabo posterior de la primera y segunda frontal, el contorno ó borde superior de los hemisferios (cabo alto de la frontal ascendente), y en parte, el lóbulo paracentral poseen estratificación bastante diferente de la que existe en la circunvolución parietal ascendente. Esto explica las grandes diferencias que en lo tocante á número y extensión de las capas notamos en las descripciones

(1) *H. Munk :* Ueber die Fühlsphaeren der Grosshirnrinde. *Sitz. ber. der Kön. Preussisch. Akad. de Wiss. zu Berlin.* Sitzung, 14 julio 1892.

de los autores. En efecto, al describir la corteza motriz en conjunto, unos han tomado como base de sus estudios la circunvolución central posterior, y otros la anterior, creyendo, sin duda, que el plan estructural no sufría variantes de consideración en el resto de la esfera sensitivo-motriz. Por ejemplo, es probable que Meynert, cuando distingue en la corteza motriz una legítima zona de los granos, aluda á la circunvolución parietal ascendente; mientras que Golgi, Edinger, Kölliker y otros autores que no mencionan dicha zona, han debido escoger, como objeto de sus análisis, la circunvolución central anterior. Pero habiendo nosotros efectuado un estudio sistemático, por el método de Nissl, de todos los lugares sensitivo-motores de la corteza, hémonos convencido de que la cisura de Rolando separa en realidad dos áreas motrices de diversa estructura, bien que esta diversidad no llega hasta implicar un plan anatómico especial á cada circunvolución central.

Como puede apreciarse en la figura 721, donde reproducimos un corte transversal de las

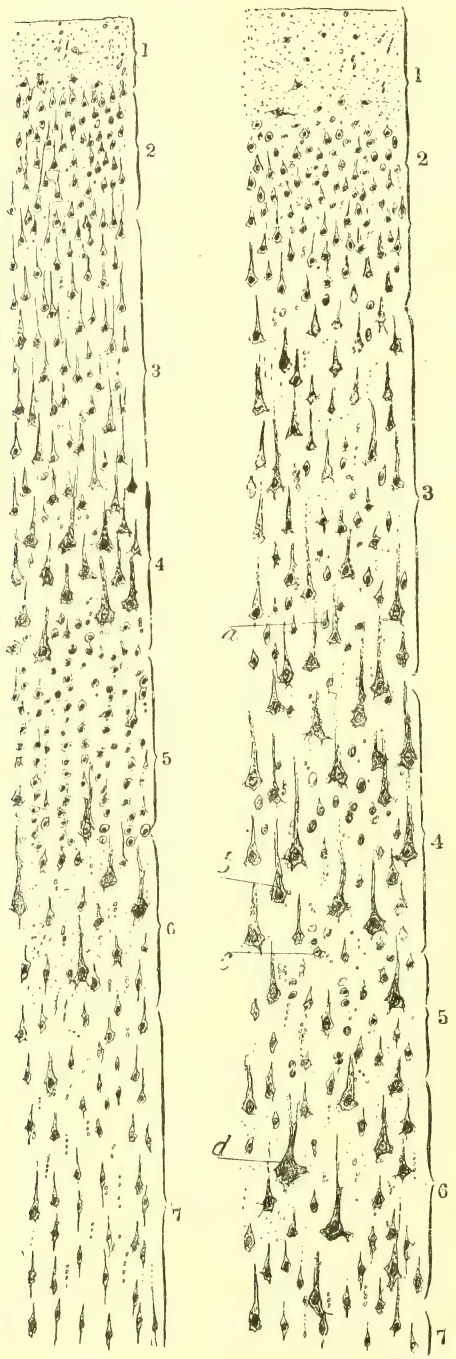


Fig. 721.—Textura de las circunvoluciones limitantes de la substancia de Rolando. (Método de Nissl). La figura de la derecha corresponde á la circunvolución central anterior y la de la izquierda á la central posterior.—1, zona plexiforme; 2, pequeñas pirámides; 3, medianas pirámides; 4, pirámides gruesas superficiales; 5, células estrelladas pequeñas; 6, pirámides gruesas profundas; 7, zona de los corpúsculos fusiformes y triangulares.

circunvoluciones centrales de una mujer de veinticinco años, el contraste estructural afecta sobre todo al espesor y grado de desarrollo de algunas zonas y al número proporcional de las células. En efecto, mientras la frontal ascendente carece de una capa de granos bien individualizada, exhibe continuas las dos zonas de pirámides grandes externas y profundas, encierra numerosísimos corpúsculos piramidales gigantes ó de Betz y ofrece una espesa zona plexiforme (fig. 721, corte de la derecha), la corteza parietal ascendente muestra una capa de granos perfectamente caracterizada, encierra dos formaciones separadas de pirámides grandes (externas é internas), en general de talla menor y menos numerosas que las de la circunvolución anterior, y en fin, exhibe una capa plexiforme bastante más delgada (fig. 721, corte de la izquierda) (1).

En vista de este contraste estructural y teniendo en cuenta que la circunvolución parietal ascendente coincide en número de capas con la corteza típica (probablemente *corteza de asociación* en el sentido de la doctrina de Flechsig), y carece del plexo de fibras aferentes gruesas llegadas de la substancia blanca, plexo peculiar de la esfera

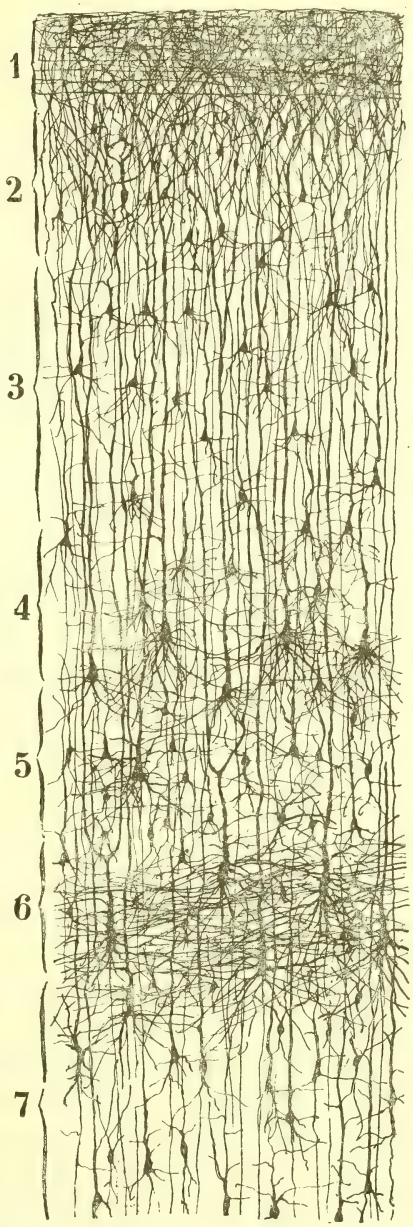


Fig. 722.—Corte de la circunvolución parietal ascendente.—1, capa plexiforme; 2, de las pequeñas pirámides; 3 y 4, de las medianas y grandes; 5, de los granos; 6, de las pirámides grandes profundas; 7, de las medianas pirámides profundas.

(1) Recientemente Brodmann ha confirmado estas diferencias señaladas por nosotros entre las dos circunvoluciones rolándicas. Véase: Die Regio Rolándica, &. *Journ. f. Psychologie med Neurologie.* Bd. II, H. 2, 3, 4, 1903.

genuínamente motriz de los animales, estimamos probable que en el hombre, como en los primates, el centro sensitivo-motor se halla por delante de la cisura de Rolando. Y aunque es cierto que los fisiólogos y patólogos lo prolongan hacia atrás, invadiendo una parte de la mencionada circunvolución parietal ascendente, ello podría depender de errores técnicos, por ejemplo, de la difusión del estímulo (experiencias de excitación eléctrica), hasta el fondo fisural ó de la destrucción consecutiva de radiaciones nacidas en la genuína esfera motriz (lesiones anatomo-patológicas humanas de la circunvolución parietal).

Puesto que la *circunvolución parietal ascendente* carece de rasgos propios, confundiéndose con la *corteza típica ó de asociación* del hombre, no haremos aquí su descripción, toda vez que le es aplicable cuanto hemos expuesto en el capítulo 37. Vamos exclusivamente á exponer los principales atributos característicos de la circunvolución frontal ascendente, cuyo carácter sensitivo motor es indubitable.

Las capas reconocibles en esta circunvolución, son : 1.ª, *plexiforme;* 2.ª, *pequeñas pirámides;* 3.ª, *medianas pirámides;* 4.ª, *grandes pirámides;* 5.ª, *células piramidales y triangulares medianas profundas;* 6.ª, *corpúsculos fusiformes.*

Capa plexiforme y de las pequeñas pirámides. — No ofrecen nada de particular, salvo su espesor inusitado y su riqueza en células horizontales.

Capas de las medianas pirámides.— Esta zona, muy espesa y rica en pirámides de mediano volumen, se caracteriza por exhibir un plexo nervioso apretadísimo, probablemente continuado con fibras exógenas sensitivas.

En el hombre, hemos impregnado este plexo tupido en la circunvolución frontal ascendente (niño recién nacido y feto de siete á nueve meses). Representámoslo en la fig. 723, B, donde se ven á la derecha algunas fibras sueltas, á fin de mostrar los detalles de su curso y ramificación, y á la izquierda el plexo en toda su integridad y riqueza.

Tres zonas principales consiente separar el plexo sensitivo : *zona profunda* ó de las fibras oblícuas; *zona media* ó de las fibras horizontales; *zona superficial* ó de las arborizaciones terminales.

Zona profunda. — En su límite inferior y aun en plena substancia blanca, se reconocen ciertas fibras gruesas, más gruesas por lo común que los axones de las pirámides voluminosas, las cuales, al llegar á la substancia gris, en vez de ingresar en los haces radiales y seguir un curso vertical, marchan en diversidad de direcciones. La mayoría de ellas sube á las zonas superpuestas en sentido oblícuo, y trazan ángulos y revueltas, á veces de enorme extensión; algunas, empero, pueden remontarse casi verticalmente y aun adosarse á los haces radiados, que abandonan luego para seguir otros caminos.

Durante este trayecto inicial, la mayoría de las fibras conservan su individualidad; pero un cierto número de ellas se bifurcan en ángulo agu-

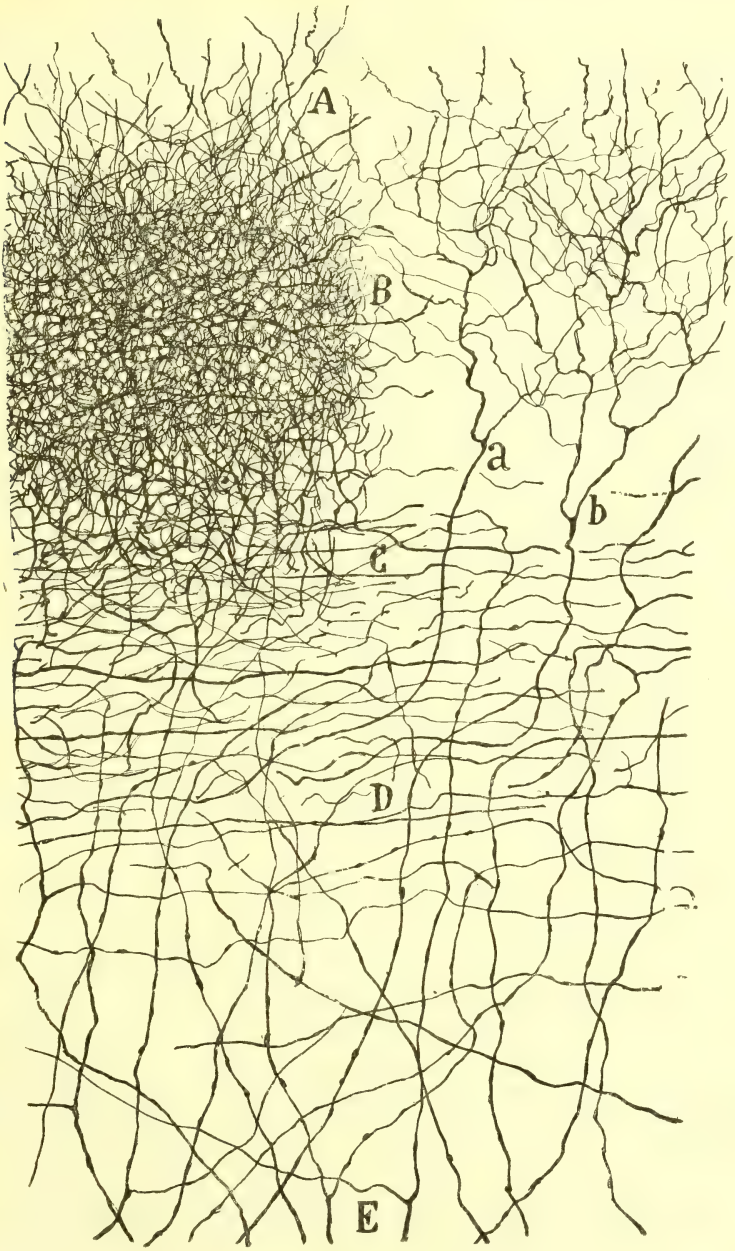


Fig. 723. — Plexo sensitivo de la corteza de la circunvolución frontal ascendente.—Feto humano de siete á ocho meses.—A, ramas terminales para el límite superior de la zona tercera; B, plexo tupidísimo terminal de la zona de medianas pirámides; D, plexo medio de fibras horizontales; E, plexo profundo de tubos gruesos oblícuos; *a*, *b*, arborizaciones terminales.

do ó emiten colaterales gruesas, que apartándose del tallo, se remontan á las zonas medias de la corteza (fig. 723, E). Ciertas colaterales siguen trayectos horizontales, perdiéndose de vista á causa de la enorme longitud recorrida. Lo que juzgamos seguro, es que ninguna de las fibras sensitivas del plano profundo emite ramificaciones para los elementos que lo pueblan; todas ellas nos han parecido ser fibras de paso, destinadas á otras zonas.

Las fibras sensitivas del estrato profundo, son también visibles en la corteza cerebral adulta coloreada por el procedimiento de Weigert-Pal. Estas fibras corresponden á ciertos tubos gruesos, generalmente oblícuos respecto de los haces radiales, que cruzan, y que se prolongan en ocasiones, hasta el plexo medio, donde se hacen horizontales.

Plexo medio (fig. 723, D).—Este plexo corresponde á la zona de células gigantes; se caracteriza por encerrar un gran número de tubos gruesos, ordenados horizontalmente ó entrecruzados según ángulos agudos. Semejante disposición resulta de que las ramas de las fibras sensitivas no marchan, por lo común, directamente á su punto de arborización, sino que antes, y una vez arribadas á la zona de las grandes pirámides, se tornan horizontales, dicotomizándose varias veces y conservando su misma dirección durante distancias tan largas, que es imposible, en la mayoría de los casos, sorprender en un sólo corte todo el itinerario. Este plexo de tubos relativamente espesos, forma, en ocasiones, una estría horizontal bien aparente en los preparados de Weigert, estría que Schaffer ha descrito y figurado bien (1).

El plexo medio parece también estar privado de arborizaciones terminales: sólo en su tercio superficial correspondiente á las primeras hileras de pirámides gruesas, se descubren algunas ramillas finas y arborizaciones intercelulares.

Plexo superficial.—Su riqueza en fibras y la tupidez de sus mallas es tan grande, cuando la impregnación es completa, que, bajo este aspecto, el plexo sensitivo sólo puede compararse con el visual de la fisura calcarina. Aparece también bien teñido en los preparados de Weigert, identificándolo los autores (Kaes, Schaffer, etc.) con la *estría de Baillarger*.

Para apreciar debidamente su modo de constitución, es preciso examinar aquellos parajes en donde sólo han fijado el color algunas arborizaciones (fig. 723, *a*, *b*). En estos puntos se ve que la fibra sensitiva aborda el plexo terminal por abajo, bifurcándose en seguida en el plano inferior del mismo y subdividiéndose repetidamente las ramas resultantes, las cuales ascienden flexuosas y más ó menos oblícuas, para engendrar una arborización extensa y sumamente complicada, en la cual destacan por claro los cuerpos de las pirámides medianas y corpúsculos de

(1) *K. Schaffer*: Ueber Markfasergehalt eines normalen und eines paralytischen Gehirns. *Neurol. Centralbl.*, nº 17.

axon corto. Las ramillas más altas de este tupido plexo son varicosas, y se extienden hasta la mitad inferior de la zona de las pequeñas pirámides; sin embargo, la inmensa mayoría de estas ramificaciones se limita á la capa tercera ó de pirámides medianas, teniendo su máximum de concentración encima de las pirámides gigantes externas, en un lugar

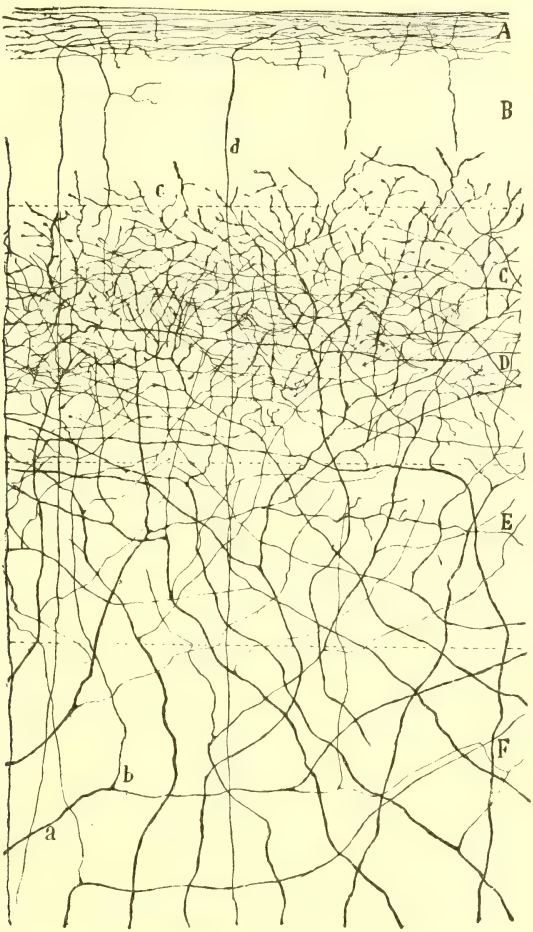


Fig. 724.—Plexo sensitivo del cerebro motor del gato de pocos días. - A, zona plexiforme; B, zona de las pequeñas pirámides; C y D, zonas de las medianas pirámides; E, zona de las células piramidales gigantes; F, capa de los corpúsculos polimorfos; *a*, tallo de fibra sensitiva; *b*, bifurcación; *c*, ramitos terminales; *d*, fibra de Martinotti.

notable por su riqueza en células pequeñas estrelladas (formación granular superficial). A la zona plexiforme no hemos visto llegar ninguna fibra sensitiva.

¿Con qué células se relacionan las arborizaciones sensitivas? Los preparados en que estas ramificaciones se presentan bien coloreadas revelan so-

lamente los huecos ocupados por los elementos de la zona tercera, pero no las células mismas ; atendiendo, empero, al considerable número de estos espacios y á la tupidez del plexo intercalar sensitivo, es lícito pensar que la relación de contacto se establece con todos los corpúsculos situados en la zona de las medianas pirámides, es decir, tanto con éstas como con los elementos bastante numerosos de axon corto yacentes entre ellas.

Plexo sensitivo de la corteza de los pequeños mamíferos.—El plexo sensitivo que nos ocupa se presenta también con caracteres bastante análogos en la región motriz del gato, perro, conejo y ratón.

En la fig. 724 reproducimos las arborizaciones sensitivas del cerebro del gato de cuatro días. Obsérvase también que las fibras generadoras arribadas á la substancia gris, son excepcionalmente gruesas (F). En su curso ascendente á través de la zona de los elementos polimorfos, siguen variedad de direcciones, dominando las oblícuas, y suministran tal cual colateral, que parece distribuirse en radios bastante alejados de la (figura 724, *b*) circunvolución. Llegadas que son á la zona de pirámides gigantes, se tornan oblícuas ú horizontales ; pero el itinerario seguido en esta dirección, es mucho más corto que en el hombre, siendo fácil en un sólo corte, según se advertía en la fig. 724, perseguir el curso entero de cada fibra. El plexo medio ó de las fibras horizontales no está, por tanto, en el gato tan bien caracterizado como en el hombre. En fin, al abordar dichas fibras el límite superior de la zona tercera ó de las pirámides gigantes, generan la arborización terminal, mucho menos tupida y complicada que la homóloga humana, y compuesta de ramas varicosas nacidas, por lo común, en ángulos agudos y extendidas á toda la zona de las medianas pirámides (fig. 724, D). Las ramitas más altas asaltan los pisos bajos de la capa de pirámides pequeñas, pero sin llegar á lo alto de la misma, ni invadir la zona plexiforme (*c*).

En el conejo, rata y ratón se repite también la disposición de las fibras sensitivas que acabamos de exponer, confirmándose asimismo que las arborizaciones terminales tienen su máximo de densidad encima de la capa de las pirámides más voluminosas.

Zona de las pirámides grandes superficiales.—La zona de las medianas pirámides se confunde insensiblemente con otra capa mucho más espesa de pirámides grandes progresivamente más voluminosas, la cual desciende en la corteza motriz mucho más profundamente que en las demás regiones corticales. Este es precisamente uno de los rasgos salientes de la circunvolución frontal acendente.

En la fig. 725 reproducimos las formas más comunes de estas células en el niño de un mes. Llama la atención desde luego el excesivo desarrollo de las dendritas somáticas, que pueden distinguirse en basilares y laterales del soma. Las basilares descienden más ó menos oblícuamente, y cubren con sus ramificaciones larguísimas una gran parte de las zonas

cuarta y quinta, y aun pueden penetrar en la sexta ; mientras que las nacidas de los lados del soma y arranque del tallo marchan por lo común transversalmente, recorriendo grandes trayectos horizontales y formando, al entrecruzarse en ángulos muy agudos con las emanadas de córpusculos próximos, haces protoplásmicos complicados. A la amplitud de tales haces y á la longitud desmesurada de las dendritas, se debe muy principalmente el aspecto plexiforme y la relativa pobreza celular de la capa

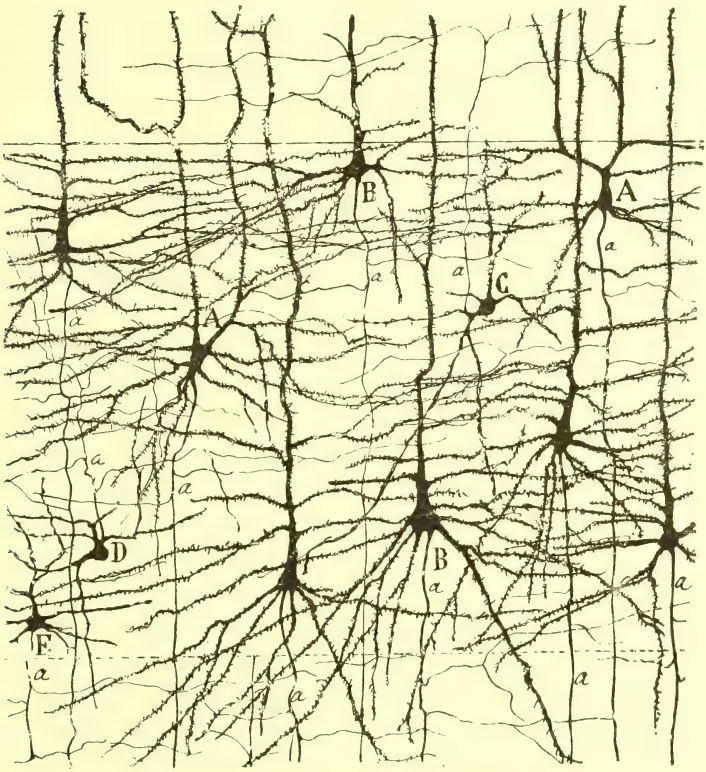


Fig. 725.—Zona de las gruesas pirámides externas de la circunvolución frontal ascendente.—A, pirámides de tallo bifurcado ; B, piramides de tallo indviso ; D, células de axon corto destinado á esta misma zona ; C, célula de axon corto distribuído en la capa superpuesta (formación granular superficial) ; *a*, axon.

cuarta. En cuanto al tallo, es robusto, y sube á menudo indiviso hasta la zona plexiforme, donde se descompone en el ramillete terminal bien conocido. Bajo el aspecto de su ramificación, puede dividirse el tallo en dos segmentos : parte gruesa ó inicial, situada en la zona cuarta, de la que emanan numerosas dendritas horizontales ; parte delgada ó superior, desprovista de ramas ó pobrísima en ellas, correspondiente á las capas superiores.

Células de axon corto y pirámides pequeñas.—Las dos zonas de medianas y de grandes pirámides contienen muchísimos elementos de axon corto pertenecientes á los tipos ya descritos en la corteza típica.

En algunos parajes de la circunvolución frontal ascendente, estas células, junto con alguna pirámide pequeña de ramas nerviosas arciformes y recurrentes, se acumulan en tal cantidad debajo de la zona cuarta ó de pirámides grandes, que engendran ya una rudimentaria capa de los granos. A veces la formación granular, borrada por completo en un paraje, reaparece, aunque rudimentariamente, en otro. En fin, los granos dispersos constituirían, en ocasiones, dos fajas mal limitadas, situada la una en el plano más hondo de las pirámides medianas y la otra por debajo ó entre las pirámides voluminosas.

De todos modos, es fuerza convenir en que una de las características de la región motriz es la ausencia de una faja bien deslindada de granos. Diríase que estos se han visto obligados á romper su formación habitual y á dispersarse ante la formidable irrupción de las grandes pirámides, que les tomaron todo el espacio que aquéllos ocupaban en otras esferas corticales.

Capas profundas (5.ª y 6.ª).—Las zonas de pirámides medianas profundas y de corpúsculos fusiformes, reproducen los caracteres ya expuestos en la corteza típica. En la capa 5.ª correspondiente á la 6.ª de la corteza típica, por la ausencia de zona de los granos y pirámides grandes profundas, puede encontrarse alguna pirámide gigante ó de Betz, como ha representado Hammarberg. Las más grandes células de este género las hemos hallado en el fondo y borde anterior de la cisura de Rolando.

Corteza motriz en otros mamíferos.—En el estudio circunstanciado, que publicamos hace años (1) sobre la corteza motriz de los pequeños mamíferos, señalábamos cinco capas: 1.ª, plexiforme; 2.ª, de las pequeñas pirámides; 3.ª, de las medianas pirámides; 4.ª, de las grandes ó gigantes y de los corpúsculos polimorfos. Como se ve, la esfera motriz de los mamíferos coincide casi completamente con la humana, toda vez que, como en ésta, falta en aquella una faja bien individualizada de granos y se observa un desarrollo considerable de las zonas de medianas y de grandes pirámides, lugares predilectos de la arborización terminal de las fibras nerviosas sensitivas.

No detallamos aquí la corteza de los roedores, porque pensamos decir algo de ella al tratar más adelante de la estructura cerebral en los vertebrados inferiores.

(1) *S. Ramón y Cajal*: Structure de l'ecorce cérébrale des quelques mammifères. *La Cellule.*

CAPÍTULO XLI

CORTEZA OLFATIVA

Origen periférico de los nervios olfativos.—Mucosa olfativa.—Bulbo olfativo con sus capas.

El sistema olfativo comprende cuatro estaciones ó centros escalonados: 1.°, *órgano colector ó estación periférica* (mucosa olfativa); 2.°, *estación primaria ó de recepción* (bulbo olfativo); 3.°, *estación secundaria ó centro cerebral de percepción;* 4.°, *asta de Ammon* y áreas grises subordinadas que podrían estimarse como un conjunto de focos superiores destinados á la conmemoración de las impresiones olfativas y á la coordinación ideomotriz correspondiente.

I. — Superficie colectora ó mucosa olfativa

Según es notorio, la impresión ó recepción de los olores se efectúa en la porción superior de la mucosa olfativa, cuyo epidermis se espesa y ofrece un tono ligeramente amarillento. A este nivel, también el epitelio de células alargadas se modifica, perdiendo sus pestañas y un nuevo corpúsculo aparece: la *célula bipolar ú olfativa*, que representa el verdadero órgano de recepción del impulso ó estímulo oloroso.

Como toda mucosa, consta la olfativa de dos capas: una superficial ó epidérmica, otra profunda ó conectivo-glandular.

Epidermis ó epitelio.—Cuando para analizar esta zona se apela á la disociación mecánica, previa acción del alcohol al tercio, aíslanse dos especies de células: las *epiteliales ó de sostén;* las *bipolares ó nerviosas.*

Epiteliales.—Afectan forma prismática irregular, se extienden á todo el espesor del epidermis y ofrecen dos extremos ó cabos, superior é inferior, y un cuerpo ó parte media. El extremo periférico, más espeso que el central, se termina en la superficie libre á favor de una chapa delgadísima desprovista de pestañas; el inferior ó profundo, algo adelgazado con relación al soma, se presenta á menudo bifurcado ó engrosado en base de cono y confina con el dermis; en fin, el cuerpo posee un núcleo ovoideo y deja ver en su contorno una porción de fosetas ó mortajas, donde se alojan los cuerpos de las células bipolares. En la fig. 726, A, re-

producimos las formas más comunes de los elementos epitélicos en los preparados del cromato de plata procedentes de la mucosa del ratón de pocos días.

Bipolares.— Como su nombre anuncia, trátase de corpúsculos nerviosos provistos de dos expansiones : recia la *periférica* que se termina en la superficie libre por un cabo del cual parte un penacho de finísimas pestañas no movibles; fina la *central* y de aspecto varicoso, como ya reconoció Schültze, la cual desciende, trazando algunas ondulaciones hasta el dermis, donde se pierde. Según aparece en la fig. 8, C, las pestañas son en número de 5, 6 ó más, afectan extremada longitud y delgadez y están, según demostramos nosotros, echadas sobre la superficie libre en esa capa de mucosidad que lubrifica el epitelio. Las substancias odoríferas deben, pues, para llegar á aquéllas, abordar primeramente este barniz mucoso (fig. 8).

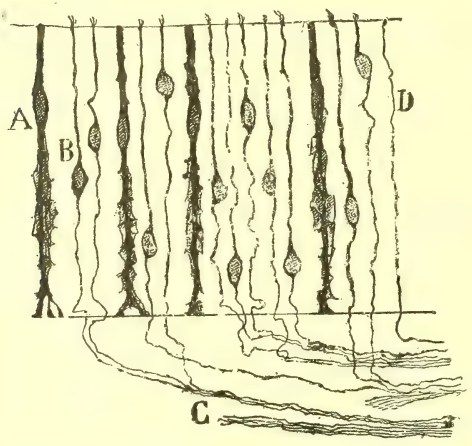


Fig. 726. — Células de la mucosa olfatoria del ratón de ocho días. — A, célula epitelial ó de sostenimiento ; B, células bipolares ; C, haces nerviosos olfatorios ; D, terminación libre de una fibra quizá de naturaleza sensitiva (fibra de Brunn).

La expansión descendente representa positivamente al cilindro-eje ó axon, lo que da carácter de neurona al corpúsculo bipolar. Creencia general era esta desde las sabias investigaciones de Máximo Schültze; pero sólo hace pocos años logramos nosotros (1), empleando el método de Golgi en los pequeños mamíferos recién nacidos, dar la demostración completa de la suposición, por entonces aventurada, del histólogo alemán. Nuestras investigaciones pusieron fuera de duda que la citada fibrilla descendente recorre indivisa y sin anastomosarse con sus compañeras, una parte del dermis, reúnese con otras en apretados hacecillos, sube luego, conservando siempre su individualidad, á través de la lámina cribosa del etmoides y asalta, en fin, el bulbo olfatorio, para terminar arborizándose en el espesor de un glomérulo de este órgano nervioso central.

Independientemente de nosotros, también Arstein (2) probó la realidad de esta disposición, aunque no con la claridad y perentoriedad ne-

(1) *S. Ramón y Cajal :* Nuevas aplicaciones del método de coloración de Golgi. *Gac. méd. catalana.* 1889.

(2) *Arstein* : Die Methylenblaufärbung als histologische Methode. *Anat Anzeiger.* 1887.

cesarias, apoyándose en las revelaciones del método de Ehrlich. Nuestro trabajo, pronto confirmado por Van Gehuchten (1), Lenhossék (2), Bum y otros, motivó el que fueran definitivamente abandonadas todas las hipótesis gratuítas entonces reinantes sobre el origen de las fibras olfativas, entre otras las pretendidas ramificaciones y plexos descritos por Ranvier, así como las anastomosis y bifurcaciones señaladas erróneamente por Grassi y Castronuovo (3). La fig. 726, tomada del ratón de pocos días, dice más explícitamente el origen, trayecto, asociación en haces y modo de terminación de las referidas expansiones que la mejor descripción.

En esta misma figura aparecen también unas fibras termidadas en la superficie libre (D) y de origen desconocido (Brunn).

Examinados los manojos olfativos que corren por el dermis en preparaciones coloreadas por la hematoxilina, adviértese que sus fibras carecen de mielina. A lo largo de los mismos se apoyan núcleos ovoides rodeados de escasa cantidad de protoplasma, y una finísima cubierta hialina similar á la membrana de Schwann, rodea las fibras y los núcleos. Entre ellas habitan, ordenadas en serie, células neuróglicas.

Dermis.—Consta de una trama conectiva laxa, llena de oquedades correspondientes á los capilares linfáticos, sanguíneos y glándulas. Estas últimas, llamadas *glándulas de Bowmann*, adquieren la impregnación cromo-argéntica con gran facilidad y se presentan, no como tubos sencillos, según se había creído, sino como fondos de saco, de cuyas paredes nacen tubitos colaterales finos terminados entre los corpúsculos epitélicos. Semejante particularidad, anunciada por nosotros, ha sido confirmada por numerosos autores.

CENTRO OLFATIVO PRIMARIO Ó BULBO OLFATIVO

Acabamos de ver que las células bipolares representadas por su apéndice central, constituyen los nerviecitos olfativos, los cuales perforan, por diversos agujeros, en número considerable, la base del cráneo y asaltan el bulbo olfativo donde se terminan.

Representa el *bulbo olfativo* el vértice anterior de un importante lóbulo cerebral : el *lóbulo olfativo*, tan bien estudiado por Broca y sus discípulos, en la serie de los vertebrados. No es, pues, un nervio, sino el foco cerebral primario donde los verdaderos nervios olfativos se terminan ; foco homólogo, anátomica y fisiológicamente, á la retina y á los centros bulbares, donde tienen su remate los nervios auditivos y sensitivos. Como luego veremos, en este centro del lóbulo olfativo se halla el em-

(1) *Van Gehuchten:* Contribution à l'étude de la muqueuse olfative chez les mammifères. *La cellule.* Tomo VI. 1890.

(2) *Von Lenhossek* : *Anat. Anzeiger*, n° 19 y 20. 1892.

(3) *Grassi* y *Castronuovo*: Beitrage zur Kenntniss der Geruchsorgans des Hundes. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 34. 1889.

palme ó articulación entre la neurona periférica ó primera y la intermedia ó segunda. En efecto, en medio de la complejidad de organización del bulbo olfativo, hay en él un hecho anatómico fundamental, una disposición filogénica vieja (toda vez que la encontramos ya, casi con los mismos caracteres hasta en los peces más inferiores), á saber : la articulación, al nivel de unos territorios especiales llamados *glomérulos*, de dos series de ramificaciones : *las nerviosas* ó terminales, continuadas con la primera neurona olfativa, y las *protoplásmicas* continuadas con las células mitrales y empenachadas. En torno de esta disposición fundamental gira el resto de la estructura bulbar, cuya complicación en los vertebrados superiores no representa otra cosa que perfeccionamientos para exaltar la sensibilidad ó capacidad colectora olfativa, ó disposiciones accesorias destinadas á asegurar la solidaridad funcional de ambos bulbos y la creación de robustas vías centrales.

No expondremos aquí con todos sus detalles la estructura del bulbo olfativo que ha sido objeto por parte de Golgi (1), de nosotros (2) (3), de Van Gehuchten (4), de Kölliker (5), de C. Calleja (6) y de Blanes (7), de minuciosas investigaciones, basadas en gran parte, en las revelaciones del cromato argéntico. Limitarémonos solamente á exponer los datos esenciales de esta estructura, según resulta de recientes exploraciones nuestras.

El bulbo olfatorio es un órgano oblongo, en cuyo centro yace un ventrículo más o menos obstruído por la fusión del epitelio ependimal. Su corteza, de aspecto grisáceo, consta de capas concéntricas, que son, contando de fuera adentro : 1.ª, *capa nerviosa superficial ;* 2.ª, *zona de los glomérulos olfativos* ; 3.ª, *zona plexiforme periférica ;* 4.ª, *zona de las células mitrales ;* 5.ª, *zona plexiforme interna ó central ;* 6.ª, *zona de los granos y haces de substancia blanca*, y 7.ª, *zona epitélica ó ependimal.*

Zona fibrilar periférica ó nerviosa. — De aspecto plexiforme en los preparados al carmin, muéstrase formada en los cortes coloreados por el azul de metileno ó cromato de plata, por hacecillos nerviosos de hebras varicosas, paralelas, no meduladas, que se entrecruzan complicadamente

(1) *Golgi* : Sulla fina struttura dei Bulbi olfatorii. Reggio-Emilia, 1875.

(2) *S. R. Cajal :* Origen y terminación de las fibras nerviosas olfatorias. *Gaceta sanitaria de Barcelona.* Julio 1890.

(3) *P. Ramón :* Estructura de los bulbos olfatorios de las aves. *Gaceta sanitaria de Barcelona.* Diciembre 1890.

(4) *Van Gehuchten et Martin*: Le bulbe olfactif de quelques mamiferes. *La Cellulle.* Tomo VII, 1891. Véase también : Le bulbe olfactif de l'homme.

(5) *Kölliker* : Ueber den feineren Bau der Bulbus olfactorius. *Wüzzb. Phys. med. Gesellschaf*, 19 diciembre 1891.

(6) *Calleja* : La región olfatoria del cerebro. Madrid, 1893.

(7) *Blanes Viale* : Sobre algunos puntos dudosos de la estructura del bulbo olfatorio. *Rev. trim. microgr.* Tomo III, 1897.

engendrando á modo de un casquete de fieltro extendido por casi todo el bulbo, singularmente por el vértice y caras laterales é inferior de éste. Entre los haces viven numerosas y robustas células neuróglicas, cuyas largas expansiones invaden, según ha mostrado Blanes, las zonas subyacentes (fig. 742, A, B).

Zona de los glomérulos. — Por debajo de la precedente capa fibrilar, yace una faja irregular constituída por dos ó más hileras desordenadas de unas masas granulosas ovoidales ó piriformes, llamadas *glomérulos olfativos*. Estas masas (fig. 727, 2) representan islotes ó territorios bien limitados de substancia gris, donde se terminan las fibrillas olfativas de la zona precedente. En la composición de cada glomérulo entran los siguientes factores: la arborización terminal de las fibras olfativas; un penacho tupido de dendritas llegado de zonas profundas; ciertos corpúsculos nerviosos diminutos, y por último, algunos elementos neuróglicos.

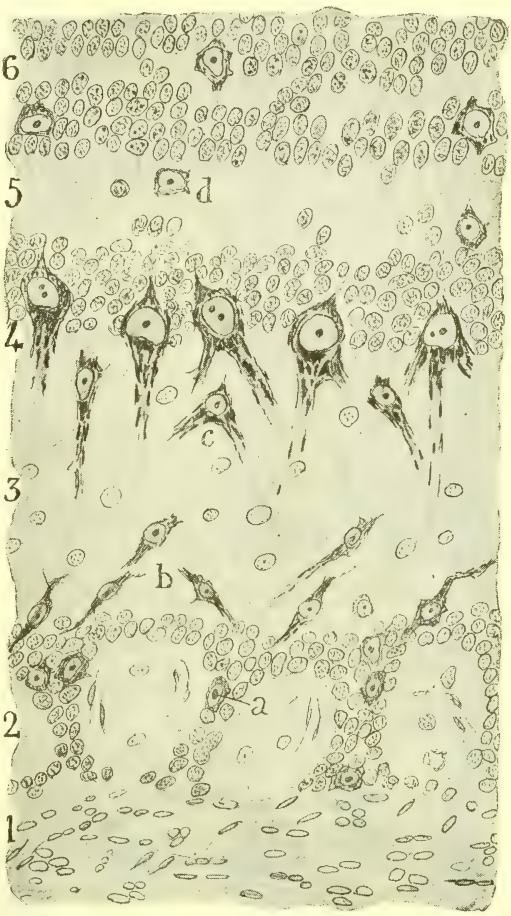


Fig. 727.—Corte frontal de la corteza del bulbo olfatorio del conejo. — 1, capa nerviosa; 2, de los glomérulos; 3, plexiforme periférica; 4, células mitrales; 5, plexiforme interna; 6, zona de los granos y substancia blanca; *a*, células empenachadas periféricas; *b*, medias; *c*, internas; *d*, célula de axon corto.

a) *Arborización nerviosa terminal.* — Fué Golgi (1) quien demostró primeramente las ramificaciones intraglomerulares de las fibrillas olfativas; pero imbuído todavía en el prejuicio de las redes nerviosas de Gerlach, creyó que algunas de estas ramificaciones salían del glomérulo y se anastomosaban con colaterales nerviosas nacidas de axones de neuronas situadas en zonas más profundas. Las aten-

(1) *Loc. citat.*

tas investigaciones efectuadas por nosotros en el bulbo de diversos mamíferos, probaron indeclinablemente un hecho importante, á saber : que las ramificaciones de las fibras olfativas se terminan libremente dentro del

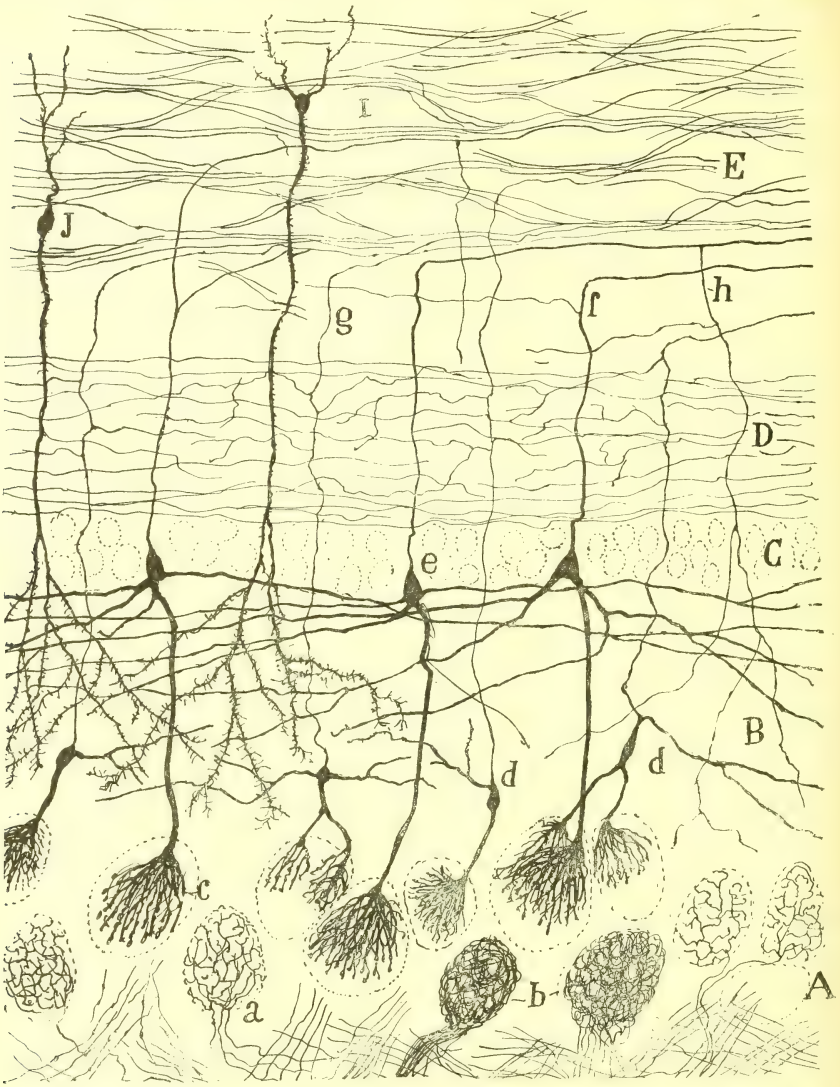


Fig. 728.—Corte del bulbo olfativo del gato de pocos días.—A, capa de los glomérulos ; B, capa plexiforme externa ; C, capa de las células mitrales ; D, capa plexiforme interna ; E, capa de los granos y substancia blanca ; *a*, arborización terminal de una fibra olfativa ; *b*, glomérulos con varias terminaciones ; *c*, penacho de una mitral ; *d*, células empeñachadas.

territorio glomerular, sin anastomosarse entre sí ni continuarse jamás con hebras nerviosas llegadas de regiones profundas. Y como de los glomérú-

los no sale fibra olfativa alguna ni en él se terminan más elementos que los penachos protoplásmicos de células mitrales y empenachadas emplazadas más concéntricamente, dedujimos de nuestra observación anatómica estas dos conclusiones fisiológicas, á que hemos aludido ya en la Parte general de esta obra: 1.ª, que las corrientes nerviosas se transmiten de unas neuronas á otras por contacto ó contigüidad; 2.ª, que las expansiones protoplásmicas que Golgi estimó como meros apéndices nutritivos de las neuronas, son también capaces de transmitir corrientes, recibiendo los impulsos acarreados por las arborizaciones nerviosas. Tan claros, elocuentes y terminantes son los hechos en que apoyábamos tales inducciones, que convencieron rápidamente á todos los sabios que, sin prejuicios de escuela estudiaron el asunto, por ejemplo, Van Gehuchten, Kölliker, His, Retzius, von Lenhossék, P. Ramón, C. Calleja, Lugaro, Blanes, Catois y otros. En la figura 728 reproducimos esta interesante disposición, que constituye el hecho básico de la estructura del bulbo olfativo.

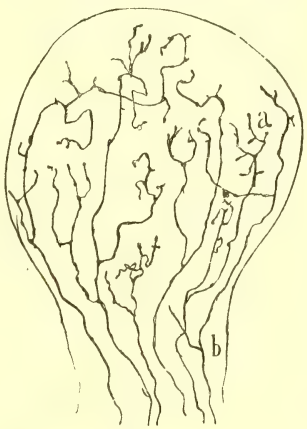


Fig. 729.—Glomérulo del bulbo olfativo del ratón de pocos días. Arborizaciones nerviosas de las fibras olfativas.

La arborización terminal de la fibra olfativa dentro del glomérulo es fina, varicosa, muy complicada y enmarañada: es posible, sin embargo, observar que sus últimas ramitas, después de trazar flexuosidades laberínticas, terminan á favor de una varicosidad libre (fig. 729, *b*). Cuando el glomérulo se impregna bien y completamente, obsérvase un plexo tupidísimo de hebras nerviosas, en el cual resaltan huecos ó claros correspondientes á diminutas neuronas y á células neuróglicas. A este plexo intraglomerular concurren, no una, sino un grupo ó haz de fibrillas olfativas (fig. 728, *b*).

b) Penachos dendríticos.— Las células mitrales y otros elementos menos profundos, designados por nosotros *células empenachadas*, envían al glomérulo un grueso tallo protoplásmico, el cual se termina dentro de las fronteras de este territorio, mediante un elegante pincel ó plumero de ramas numerosas, divergentes y varicosas. Estas ramas, que acaban libremente, se insinúan por entre los espacios que deja la arborización nerviosa antes descrita y establecen con ésta un íntimo y múltiple contacto (fig. 728, *c* y 733).

Tan interesante disposición, que se presenta igualmente en los vertebrados inferiores, según resulta de las investigaciones de P. Ramón (1),

(1) *P. Ramón*: El encéfalo de los reptiles, 1891.

Calleja, Catois y otros, nos revela que la naturaleza, cuando quiere asegurar la relación dinámica entre dos neuronas, multiplica extraordinariamente los contactos, yuxtaponiendo extensas y complejas ramificaciones nerviosas y protoplásmicas.

Dentro de los glomérulos, así como en sus contornos, residen también unos pequeñísimos elementos estrellados que Golgi estimó de naturaleza neuróglica, pero cuya significación nerviosa, ya señalada hace tiempo por nosotros, ha sido recientemente demostrada por Blanes Viale, que ha hecho de tales corpúsculos un excelente y minucioso análisis (1). Estos elementos, que Kölliker (2) llamó *granos externos* ó superficiales, son diminutos, esferoidales ó poligonales, á veces piriformes : del soma brotan una ó varias dendritas finas prolijamente ramificadas en la super-

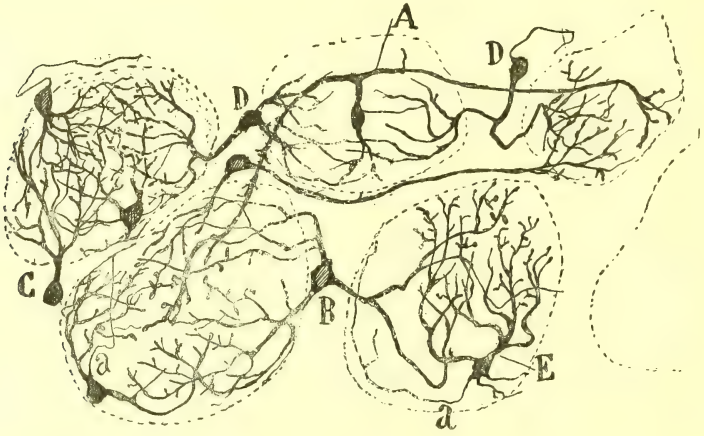


Fig. 730.—Granos periféricos.—A, B, D, células biglomerulares; C, monoglomerulares (gato). (Según Blanes).

ficie y corteza de los glomérulos, y un axon delicadísimo, el cual, marchando más ó menos horizontalmente por los intersticios de los glomérulos, acaba, en definitiva, ramificándose en el espesor de éstos. Según que las dendritas asalten uno ó dos glomérulos, distínguense las referidas células en *monoglomerulares* y *biglomerulares*, designaciones debidas á Blanes (figs. 730, 731 y 732).

En vista de lo expuesto, las pequeñas células intra y peri-glomerulares ó granos superficiales de Kölliker, parecen representar corpúsculos de asociación intraglomerular, por cuya virtud la excitación recogida por las dendritas de estos elementos en un glomérulo, es transmitida á los

(1) *Blanes*: Sobre algunos puntos dudosos de la estructura del bulbo olfatorio : 1898. *Rev. trim. microgr.* Tomo III.

(2) *Kölliker* : Lehrbuch der Gewebelehre, 6 Auf. 1895.

penachos terminales dendríticos residentes en glomérulos más ó menos distantes.

Pero ya hemos consignado en otro capítulo que las células de axon corto, cuyo poder difusivo parece poco necesario en éste y otros órganos sensoriales, pudiera desempeñar otros oficios.

e) *Células de neuroglia.*—Las hay de dos especies: endógenas, es decir, intraglomerulares, representadas por corpúsculos estrellados de ra-

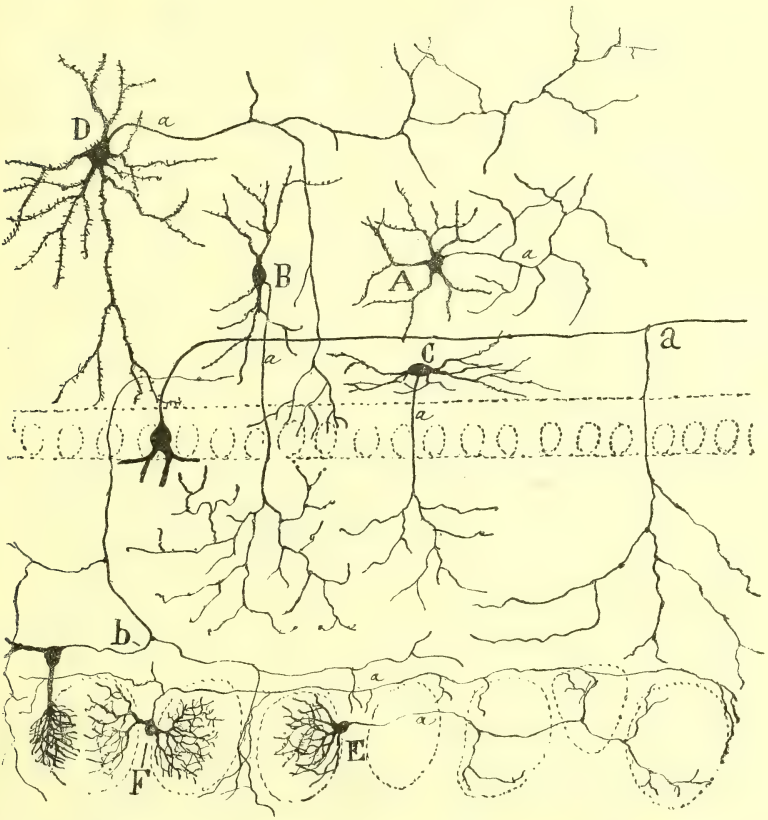


Fig. 731.—Células de axon corto del bulbo olfativo. Esquema arreglado de nuestras figuras y de las de Blanes.—A, célula de Golgi; B, célula de axon periférico; D, célula de axon horizontal; C, célula fusiforme horizontal de la capa plexiforme interna; E y F, corpúsculos nerviosos periglomerulares; *a*, colateral periférica del axon de una mitral; *b*, colateral del axon de una empenachada.

mas penniformes y rizadas; y *exógenas*, representadas por penachos terminales de células neuróglicas residentes en las zonas limítrofes. La figura 742, B, C, tomada del trabajo de Blanes, revela bien estas dos especies neuróglicas.

Zona molecular ó plexiforme externa.—Todas las capas situadas por dentro de la zona de los glomérulos, son disposiciones de perfecciona-

miento y complicación propios de los mamíferos y aves, que faltan en los peces y batracios, ó se las halla notablemente simplificadas. No así los glomérulos, que mantienen su disposición fundamental en todos los vertebrados.

Una de estas organizaciones de perfeccionamiento es la creación de una zona plexiforme concéntrica á la capa glomerular, y en la cual figuran los siguientes elementos : dendritas accesorias de las células mitrales; células empenachadas medias y periféricas; el penacho terminal de los granos, y las colaterales recurrentes de los axones de los corpúsculos empenachados y mitrales. El entremezclamiento de estas diversas partes, de las cuales hablaremos luego, engendra, en la citada zona plexiforme un plexo tupido, bien limitado en sus fronteras interna y externa, y en donde dominan las fibras paralelas ó concéntricas sobre los radiales.

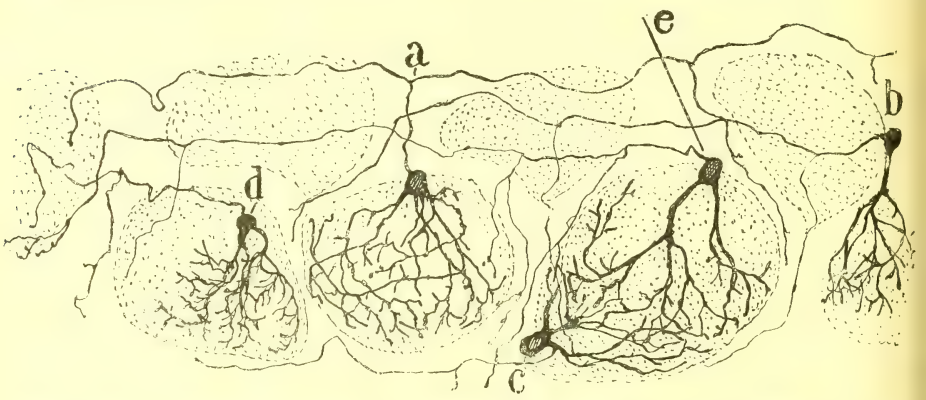


Fig. 732. — Pequeñas células de axon corto intra y extraglomerulares del bulbo olfatorio del gato. — *a*, bifurcación de un axon de estos corpúsculos ; *e*, *d*, elementos monoglomerulares (tomada de Blanes).

Capa de las células mitrales. (Figs. 728, C y 733, *e*).—Se ha llamado así por estar formada de una, dos ó tres filas concéntricas de células nerviosas voluminosas, apretadas, multipolares, entre las que domina la figura mitral, aunque abunda también la ovoidea y la triangular. Entre las expansiones se cuentan : 1.°, un *cilindro-eje* robusto, nacido del lado profundo del soma y continuado con una fibra nerviosa de la zona subyayente, y dos especies de dendritas que distinguiremos en *primordiales* y *secundarias*. La *dendrita primordial*, así designada porque no falta jamás, aun en los vertebrados más inferiores y puede considerarse, por ende, como la expansión primeramente aparecida, es recia, lisa de contorno, de dirección radial ó periférica y casi siempre única (hombre y mamíferos girencéfalos). En las aves, reptiles y peces, como mi hermano demostró (1), es á menudo múltiple, contándose á veces cuatro, seis y más.

(1) *P. Ramón : Loc. cit.*

En su trayecto hacia la periferia dicho tronco dendrítico sigue frecuentemente una dirección oblícua, conserva su diámetro originario, sin emitir, sino rara vez, colaterales y termínase en el interior de un glomérulo

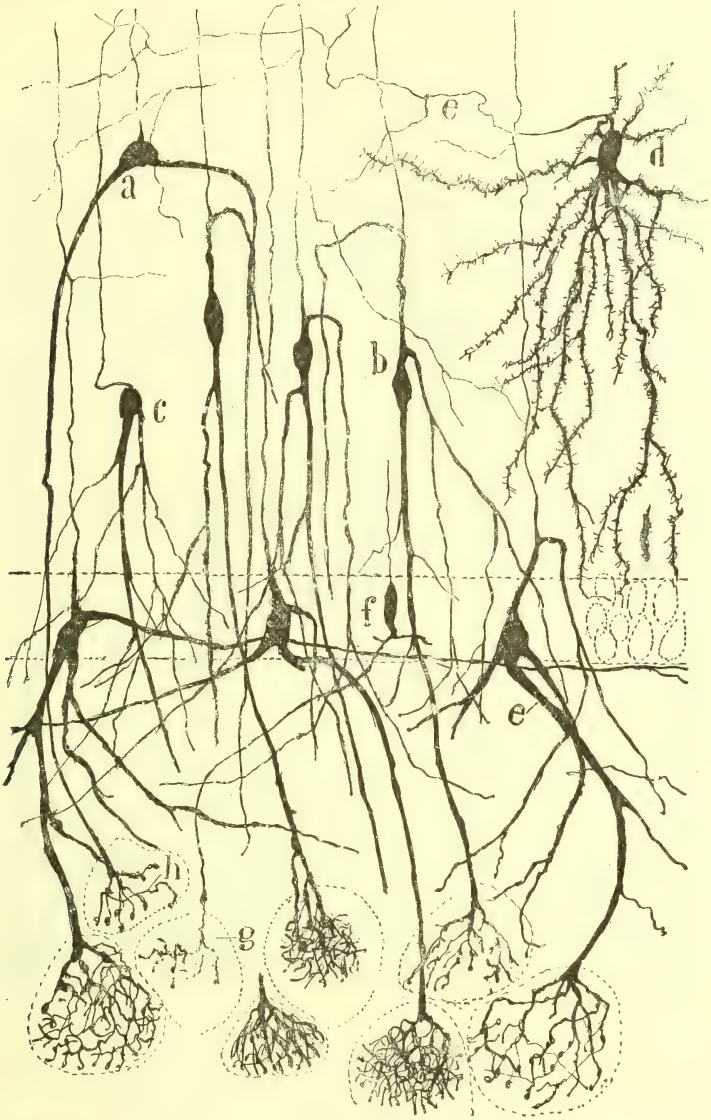


Fig. 733.—Algunas células del bulbo olfativo del gato.—*e*, células mitrales; *h*, *g*, glomérulos olfativos ; *d*, célula de axon corto ; *b*, células motrices dislocadas (según Blanes).

á favor de una brocha ó penacho de ramificaciones libres, en contacto íntimo, según dejamos consignado más atrás, con las arborizaciones nerviosas de las fibras olfativas.

Las *dendritas accesorias* suman dos, tres ó más, brotan de los lados del soma á veces del arranque de la dendrita primordial, marchan dicotomizándose repetidas veces por el espesor de la zona plexiforme externa y generan en ella, en unión con expansiones de otras procedencias, ese plexo apretado de que antes hicimos mérito. Algunas dendritas de este gé-

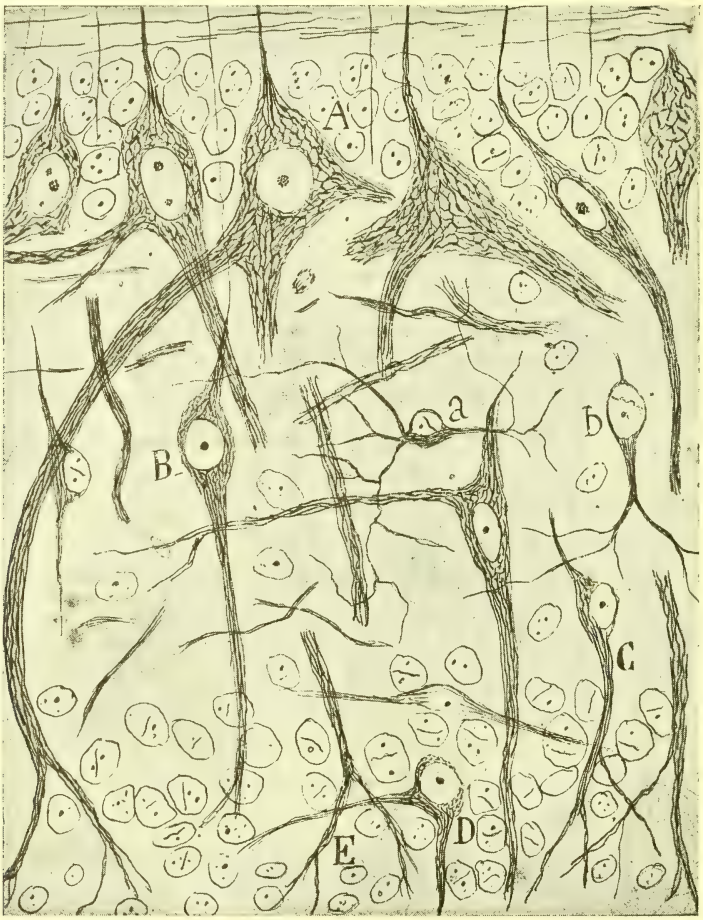


Fig. 734. — Neurofibrillas de las células mitrales y empenachadas del conejo adulto. Método del nitrato de plata reducido (obj. 1'30 apoch. Zeiss).— A, capa de las células mitrales; B, empenachadas medias; C, empenachadas periféricas; D, granos superficiales con una pequeña empenachada; E, terminación de un tallo protoplásmico en un glomérulo (que en la figura no aparece bien); *a*, *b*, pequeñas células nerviosas de morfología no bien estudiada.

nero son tan largas, que pueden correr horizontalmente más de una décima de milímetro. Las últimas ramas acaban libremente dentro del territorio de la capa plexiforme, sin asaltar jamás la periferia de los glomérulos (fig. 728).

En ciertos casos, como Van Gehuchten ha demostrado, las células mitrales pueden dislocarse emigrando un tanto por el espesor de la capa subyacente, con lo que se alargan el soma y el tallo radial, del cual proceden, por lo común, las dendritas horizontales (fig. 733, *a*, *b*, *c*).

Al tratar hace poco de la *zona plexiforme*, hemos dicho que en ella habitaban ciertos menudos elementos que nosotros hemos designado para caracterizarlos, *células empenachadas*, porque ostentan como rasgo común, la existencia de una robusta dendrita periférica terminada en penacho, penetrante también á la manera del tallo de las células mitrales, en el espesor de los glomérulos olfativos. En la fig. 728, *d*, reproducimos algunos de tales elementos, los cuales por su posición cabe diferenciar en *internos* que moran en la zona plexiforme, y *externos* que residen en la frontera periférica de ésta y hasta en la vecindad de los glomérulos. Todas estas células, cuya figura es ovoidea, fusiforme ó triangular, poseen, además del mencionado tallo glomerular, una, dos ó más dendritas, ramificadas en la capa plexiforme, y un axon central fino que gana las regiones profundas del bulbo, para recodar y continuarse con un tubo nervioso de la capa de los granos.

Estructura de las células mitrales y empenachadas. — Estudiadas en los preparados de Nissl, revelan estas células, tanto en el soma como en una buena parte del tallo principal, numerosos husos cromáticos que presentamos en la fig. 727. Nuestro método del nitrato de plata reducido impregna muy bien el armazón interior de neurofibrillas, que se muestra reticulado (fig. 734, A) y dividido en dos plexos, perinuclear y cortical. De trecho en trecho, muestran los filamentos primarios ciertos espesamientos fusiformes, intensamente coloreables. Tales espesamientos se observan, sobre todo, en las neurofibrillas apiñadas del cono de origen del axon (fig. 734, A). Al nivel de los glomérulos, el haz de neurofibrillas del tallo principal se dispersa, conteniendo las últimas ramillas un solo filamento muy tenue y pálido (E). La diferencia de espesor de este penacho intraglomerular en los preparados de Golgi y del nitrato de plata reducido, prueba que en torno de las neurofibrillas terminales existe una corteza espesa de neuroplasma (y acaso también de espongioplasma), á expensas de cuya substancia engéndranse las gruesas varicosidades coloreables por el cromato argéntico.

Los granos externos de Kölliker carecen de neurofibrillas visibles, así como los granos internos. En cambio, dentro del núcleo revelan el fino bastoncito de Mann y Lenhossék (fig. 734, D).

Capa plexiforme interna ó de las colaterales nerviosas.—Por dentro de la hilera de las células mitrales, obsérvase una faja estrecha de aspecto plexiforme, pobre en células, y en la cual se concentran la mayoría de las colaterales del axon de los corpúsculos empenachados y ciertas ramificaciones nerviosas centrífugas. De su composición hablaremos más adelante.

Capa de los granos y de los haces de substancia blanca.—Por dentro de la precedente, comienza un ancho territorio extendido hasta la vecindad del epéndimo, y en el cual distínguense, al primer golpe de

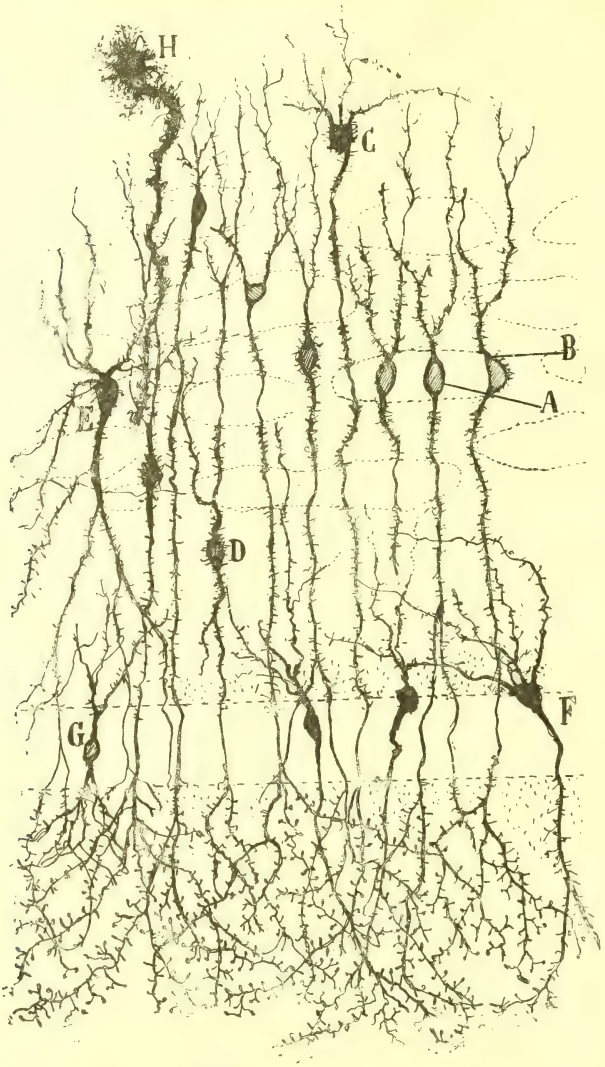


Fig. 735. — Granos del bulbo olfatorio del gato de veinte días. Método de Golgi. — A, cuerpo liso de grano yacente en el centro de un acúmulo celular; B, grano periférico provisto de espinas; D, C, granos espinosos; E, grano voluminoso; G, grano diminuto situado en la capa de células mitrales; F, grano periférico de esta misma zona; H, célula epitelial dislocada.

vista, dos partes: los *granos ó pequeñas células fusiformes* y globulosas del bulbo, y *haces concéntricos de substancia blanca.*

a) Granos.—Golgi llamó primeramente la atención de los neurólo-

gos sobre la existencia en el bulbo olfatorio de unas células pequeñas, de cuerpo ovoideo, fusiforme ó triangular, radialmente dirigido y provisto de varias expansiones dendríticas periféricas y de una central, ninguna de las cuales presenta atributos de axon ó de cilindro del eje. Nosotros, después de confirmar la ausencia del axon, ausencia en cuya virtud tales elementos resultan comparables á los espongioblastos ó células amacrinas de la retina, probamos que la expansión periférica de los granos posee una orientación y conexión invariables, toda vez que se dirige constantemente á la zona plexiforme, donde se termina á favor de un penacho de ramas fuertemente espinosas, en contacto con las dendritas secundarias nacidas en las células mitrales (fig. 735). Recientemente Blanes, además de confirmar este dictamen, refuta victoriosamente la opinión de Kölliker, quien, fiando harto del parecido que en sus fases más embrionarias tienen dichos granos con las células epitélicas ó ependimales, había estimado los susodichos corpúsculos como una variedad de células de neuroglia.

Es, en efecto, imposible, según afirma Blanes, confundir los granos con células de neuroglia por las siguientes razones: 1.ª, el método de Ehrlich, que jamás colorea la neuroglia, impregna perfectamente los granos del bulbo olfativo; 2.ª, el cuerpo del grano es liso, pequeñísimo, y sus expansiones larguísimas aparecen cubiertas de finas y cortas espinas; mientras que el cuerpo de la célula neuróglica ó del corpúsculo epitelial dislocado es grueso, rico en protoplasma y aparece erizado de largas, innumerables y rizadas expansiones; 3.ª, el grano se manifista con iguales ó muy parecidos caracteres en todos los vertebrados, aun en aquellos donde no existen verdaderas células de neuroglia y todo el armazón intercelular consiste en corpúsculos epitélicos (peces, batracios y reptiles, etc.).

La abundancia de estos elementos en todos los vertebrados y su constante articulación, á favor del penacho periférico con las dendritas de las células mitrales, nos da á entender que el grano, cuyo cuerpo y ramas internas se relacionan con fibras centrífugas, lleva alguna acción particular á los citados elementos. El apéndice periférico representaría, si no morfológica, dinámicamente, una expansión funcional, puesto que la corriente nerviosa circula en él en sentido celulífugo, como en los axones legítimos.

Células nerviosas de axon corto. — Acá y allá, esparcidas con rareza, descúbrense en la zona que estudiamos unos elementos nerviosos estrellados ó fusiformes, más voluminosos que los granos, los cuales, por el comportamiento del axon pueden dividirse en tres categorías: 1.ª, *células de Golgi*, es decir, corpúsculos estrellados gruesos, descritos primeramente por este autor, provistos de dendritas divergentes repartidas en el territorio granular, y de un axon rápidamente arborizado y ter-

minado en los plexos nerviosos intergranulares (fig. 737, A, B); 2.ª, *células de Cajal*, así llamadas por van Gehuchten y Blanes, residentes en el tercio periférico de la formación granular, y caracterizadas por presentar un axon dirigido constantemente hacia la periferia, que se descompone debajo de las células mitrales en una arborización tupida que rodea íntimamente las dendritas de estos corpúsculos (fig. 736). Blanes, que ha coloreado también estas dos especies de corpúsculos, señala todavía la existencia de una variedad caracterizada por su notable espesor, el gran número de dendritas espinosas y sobre todo por la longitud del

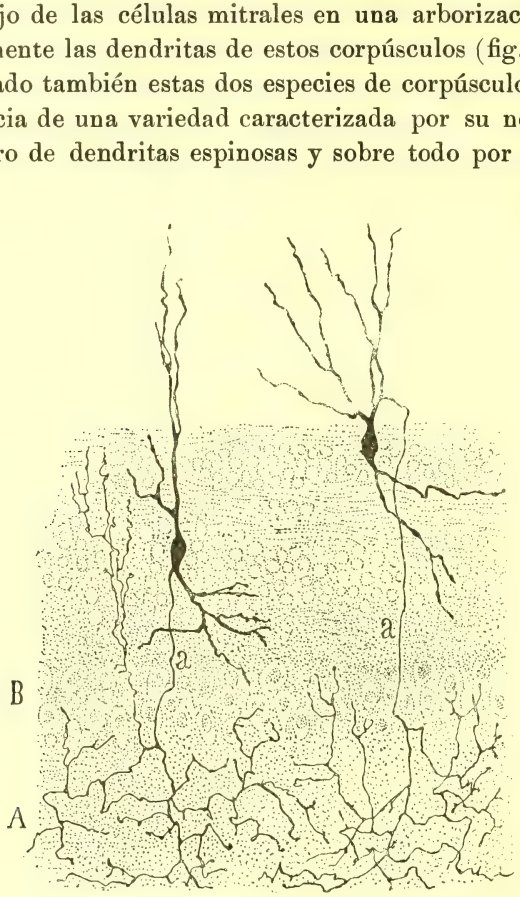


Fig. 736. — Dos grandes células estrelladas del bulbo olfatorio del perro recién nacido. — A, capa plexiforme externa; B, capa de las células mitrales; *a*, cilindro-eje periférico.

axon, el cual, marchando más ó menos horizontal, se ramifica en un área muy extensa de la zona de los granos. Por lo demás, estos corpúsculos, han sido también vistos por van Gehuchten.

c) Plexos nerviosos.—Entre las pléyades de granos, obsérvanse hacecillos de tubos medulados y amedulados, los cuales engendran un plexo ó estroma complicado, en donde dominan las fibras de dirección anteroposterior. El análisis de estos plexos es muy difícil, sobre todo en los preparados de Weigert-Pal, en donde sólo aparecen teñidas las fibras meduladas y no es posible observar ramificaciones. Afortunadamente, en

los preparados de Ehrlich, y mejor aún en los del cromato de plata, cabe reconocer el trayecto y ramificaciones de los tubos nerviosos de los mencionados haces, tubos entre los cuales se distinguen dos categorías principales: los *eferentes* y los *aferentes*.

Fibras eferentes.—Son sin disputa las más numerosas y provienen de las células mitrales y corpúsculos empenachados. Los originados en las primeras son espesos y se siguen bien en los preparados de Ehrlich y Golgi; no así los segundos, que afectan gran finura y poseen un trayecto más complicado (fig. 728).

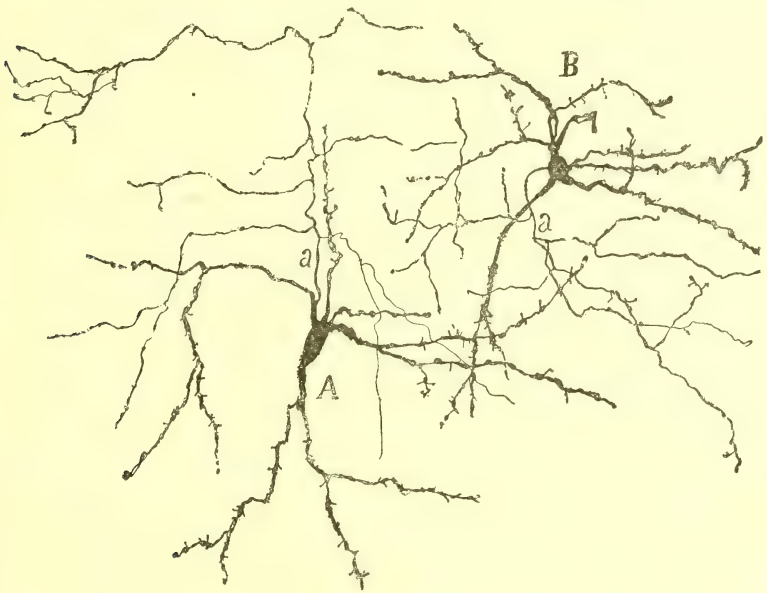


Fig. 737. — Células nerviosas pequeñas situadas en la capa de los granos y no lejos del epitelio. — A, célula cuyo axon se distribuía por dentro, entre los granos más profundos; B, célula cuyo axon se dirigía hacia adentro, aunque se ramificaba en igual zona; *a*, axon.

a) *Fibras gruesas.*—Después de su origen en la célula mitral, cruzan sin emitir colaterales, la zona plexiforme interna ó profunda, y llegadas á los paquetes de substancia blanca, se acoplan para hacerse antero-posteriores. En este camino horizontal emiten, como descubrió P. Ramón (1), y confirmaron Cajal, van Gehuchten, Kölliker, etc., algunas colaterales destinadas á arborizarse en la zona plexiforme, es decir, en el plexo situado por fuera de las células mitrales. Puesto que en este plexo el factor protoplásmico principal se halla representado por las dendritas accesorias de las células mitrales, de presumir es que las susodichas colaterales recurrentes lleven una parte de la corriente traída de los gloméru-

(1) *P. Ramón*: Estructura de los bulbos olfatorios de las aves. *Gaceta sanitaria de Barcelona*, 1890.

los, á corpúsculos mitrales situados á más ó menos distancia, con lo cual la conducción se hará cada vez más difusa, es decir, se propagará, conforme avance hacia lo profundo, á un número creciente de conductores (*avalancha de conducción*).

b) Tubos medulados finos.—Representan la continuación del axon de los corpúsculos empenachados medios y periféricos. Estos axones cruzan

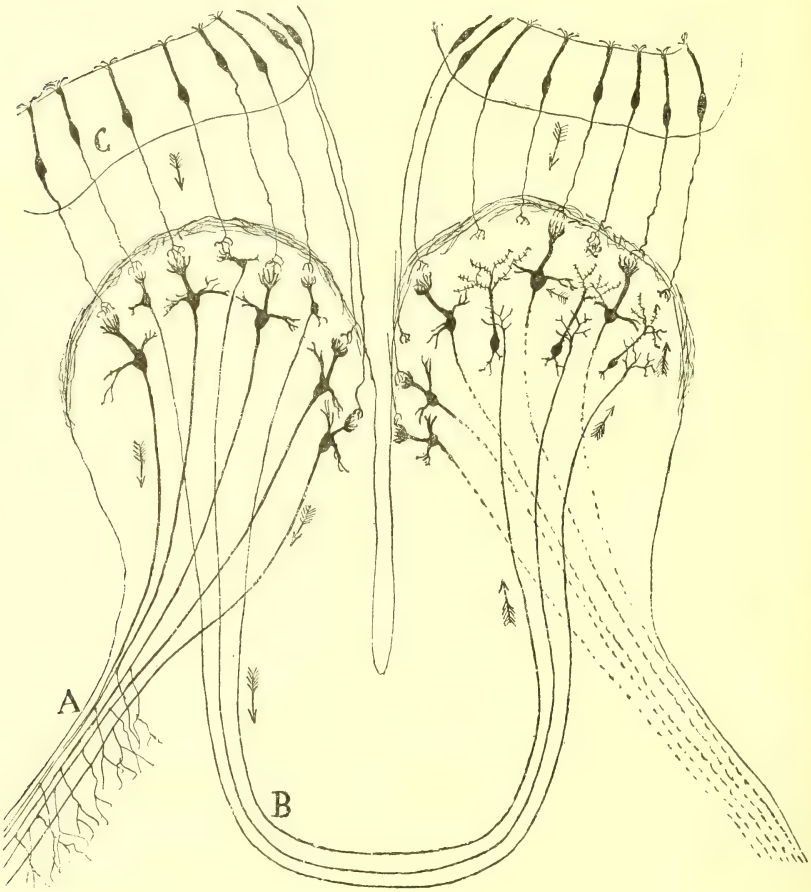


Fig. 738.—Esquema destinado á demostrar la marcha de las corrientes á lo largo del bulbo. — A, raíz externa del nervio olfatorio ; B, porción bulbar de la comisura anterior ; C, bipolares olfativas.

la zona de las células mitrales, emiten al pasar por la capa plexiforme interna dos ó tres finas colaterales dirigidas de un modo paralelo, y en cuanto abordan los haces de substancia blanca, se tornan también antero-posteriores, continuándose con los tubos medulados más delgados de estos fascículos. A menudo, en el punto de inflexión de los axones brota una colateral, que marcha en dirección opuesta (fig. 728, *d*).

Mediante la reunión de las colaterales de los axones de las células empenachadas, prodúcese en la zona plexiforme interna un plexo sumamente complejo y apretado, más rico en fibras nerviosas meduladas que ninguna otra región del bulbo olfatorio. Intervienen en él, además de las citadas colaterales, las arborizaciones nerviosas periféricas de los corpúsculos de axon corto, numerosas fibras eferentes finas, y todos los tallos fuertemente espinosos de la expansión radial de los granos, que constituyen aquí algo como una tupida empalizada (véase fig. 728, B).

Dada esta composición y no existiendo en la capa plexiforme interna dendritas profundas emanadas de las células mitrales, resulta muy verosímil que las citadas colaterales nerviosas de las células empenachadas tienen por objeto llevar á las mitrales y á las empenachadas situadas á

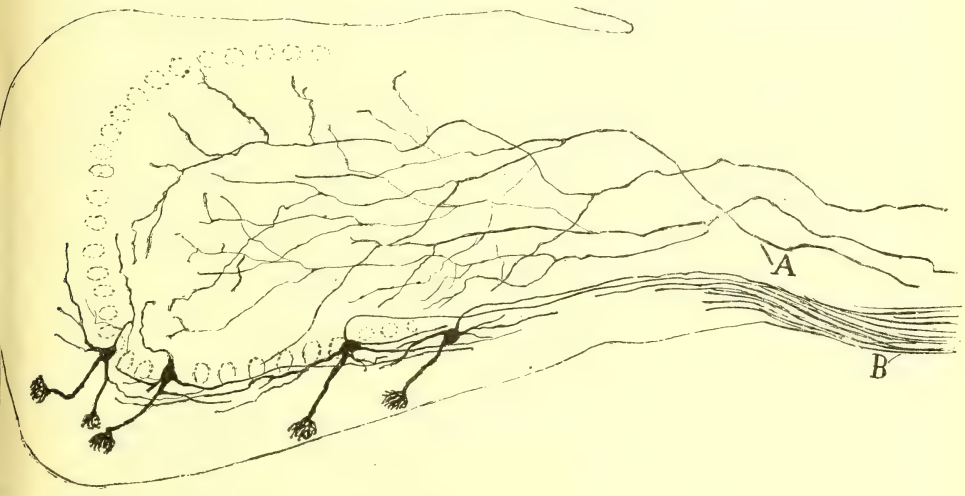


Fig. 739.— Bulbo olfatorio del ratón de pocos días. Corte sagital. — A, fibras gruesas que provenían de la parte inferior del cerebro (corteza del tractus quizá). Cada una de ellas daba infinidad de ramas para la zona de los granos.

mayor distancia, una parte del impulso recibido en los glomérulos; pero entiéndase bien, esta comunicación no es directa, sino indirecta: se efectúa por intermedio de los tallos radiales de los granos, los cuales se ponen en contacto, por un lado, con las citadas colaterales, y por otro, es decir, por el penacho terminal, con las dendritas de las mitrales y células empenachadas. En el esquema reproducido en la fig. 738, muéstranse la marcha probable de las corrientes en el sistema principal de las células mitrales y empenachadas, así como en las vías principales centrípetas y centrífugas.

Fibras aferentes.—Las hay de dos clases: robustas y delgadas. *a*) Las centrífugas gruesas, señaladas hace tiempo por nosotros en el bulbo del gato y conejo, han sido objeto por nuestra parte de nuevas investigacio-

nes recaídas en el ratón de ocho á quince días (1). Semejantes fibras son muy espesas en su origen y penetran constantemente en el bulbo olfativo por su plano inferior como si viniesen de la corteza esfenoidal ó de la del tractus olfativo. En cuanto llegan á la zona de los granos, bifúrcanse repetidamente y engendran de este modo una arborización tan extensa que abarca una gran parte del bulbo.

En la fig. 739, A, reproducimos algunas fibras de este género, tal y como se presentan en el ratón de pocos días. Obsérvese que las ramificaciones secundarias quedan confinadas en la zona de los granos, sin que ninguna de ellas traspase la línea de las células mitrales. Las últimas ramillas parecen engendrar plexos en los tabiques de substancia blanca, por donde se extienden las expansiones internas de los granos. La circunstancia de que las mencionadas fibras no van jamás hasta la capa plexiforme externa donde se termina el penacho de los granos, sino que

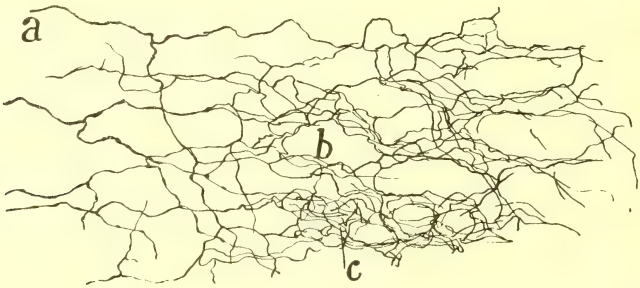


Fig. 740. — Plexos formados por las fibras centrífugas gruesas en los espacios intergranulosos. — *a*, fibra aferente ; *b*, pléyade de granos ; *c*, nidos pericelulares.

permanecen en los tabiques de substancia blanca, y el hecho de preferir sus arborizaciones la zona ó fajas centrales donde se ramifican casi exclusivamente las expansiones internas de dichos corpúsculos, nos llevan á admitir, aunque hipotéticamente, que la relación principal si no exclusiva entre fibras centrífugas y granos se establece al nivel de las dendritas internas ó centrales de éstos. De esta manera, los granos poseerían dos aparatos principales de recepción : *las dendritas internas y soma* en conexión con las centrífugas y gruesos ; y el *tallo radial* en relación con las colaterales de las células empenachadas y acaso también con las centrífugas finas ó fibras comisurales de que luego hablaremos. El *penacho periférico* vendría á ser el órgano de emisión y entraría en contacto con las dendritas de mitrales y empenachadas.

El origen de las fibras centrífugas gruesas, así como su mecanismo de acción, son desconocidos. Cabe solamente, en el estado actual de la cien-

(1) *S. Ramón Cajal* : La corteza olfativa del cerebro. *Trab. del Lab. de Invest. biol.* Tomo I, 1901.

cia, conjeturar que, mediante ellas, la región esfenoidal del cerebro ú otro territorio cortical indeterminado, envía corrientes nerviosas al bulbo, corrientes que fluyen primeramente por los granos y desaguan en definitiva en las células empenachadas. Estos impulsos centrífugos de que

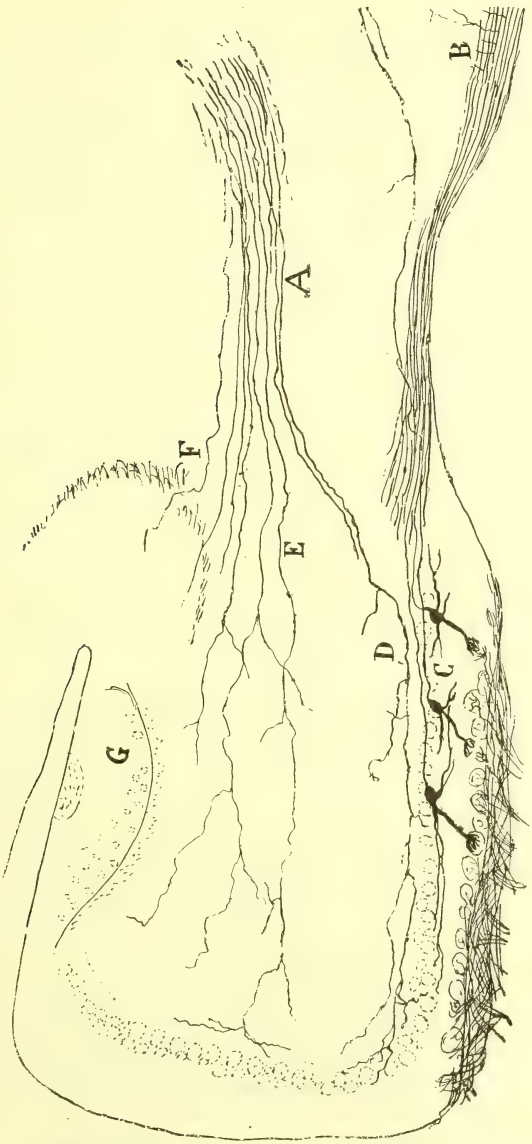


Fig. 741.—Bulbo olfativo del ratón de ocho días. Corte axial. Vense llegar algunas fibras de la comisura anterior y ramificarse entre los granos.—A, comisura anterior; B, raíz externa del bulbo olfatorio; C, capa de las células mitrales; D, fibra arborizada en la zona plexiforme interna; E, fibra comisural arborizada; G, lóbulo olfativo accesorio; F, comisurales que parecen provenir de la corteza del pedículo bulbar.

tan ingeniosamente se ha servido Duval para su hipótesis de los *nervi nervorum*, podrían producir en los glomérulos alguna acción indispensable para el juego regular del mecanismo transmisor.

b) Fibras aferentes, finas ó comisurales.—Además de las ramificacio-

nes de los tubos centrífugos gruesos, los tabiques fibrilares de la capa de los granos alojan un gran número de hebras finas ya indivisas, ya sóbriamente ramificadas. Las indivisas son centrípetas y se continúan con los axones de las células empenachadas medias y periféricas : las ramificadas son centrífugas y se prolongan verosímilmente con tubos llegados de la comisura anterior.

Esta continuación es fácil de observar en los cortes sagitales, verticales y horizontales del encéfalo del ratón de pocos días. Como se aprecia en la fig. 741, A, el cordón comisural penetra en el bulbo por fuera y debajo del ventrículo, afectando la figura de haz robusto y compacto compuesto de finas hebras : á la altura del comienzo de los glomérulos el haz aparece ya divergiendo en abanico y constituyendo dos radiaciones principales : interna delgada destinada á la región bulbar interna ; y externa ó gruesa, que se extiende por la mayor parte del bulbo. En su camino hacia adelante, estas fibras ganan los haces de la substancia blanca, y engendran un plexo complicado, dilatado hasta la zona de las células mitrales. Todos estos conductores aferentes finos, se bifurcan repetidamente, aproxímanse á la zona plexiforme interna y engendran en ella un plexo apretadísimo. Kölliker, que parece haber visto este plexo en el gato, dice que sus fibras ganan la zona plexiforme externa, terminándose en ella de modo desconocido. Nosotros, sin negar que algunas ramitas lleguen positivamente á este estrato y recordando lo fácil que es equivocar una colateral recurrente de las células mitrales con los referidos filamentos comisurales, creemos que la mayoría de éstos se ramifica en la zona plexiforme interna y capa de las mitrales.

Juzgamos también muy posible que ciertas fibras terminadas mediante nidos nerviosos en la zona de las mitrales, fibras aparecidas en recientes preparados nuestros del bulbo de gato de veinte días, representan la terminación de una parte de los conductores comisurales. Conforme puede verse en la fig. 742, *b*, estas fibras marchan paralelamente á las mitrales, y de distancia en distancia emiten unas ramillas cortas descompuestas en un nido ó plexo terminal que parece abrazar una parte de soma de aquellas células.

En el ratón hemos hallado también (fig. 741, D) fibras análogas resueltas en colaterales ramificadas entre y sobre las mitrales; pero aquí la arborización en nido no es visible, sin duda porque á la edad del animal (ratón recién nacido) tales disposiciones no están todavía desarrolladas.

Si esta opinión nuestra se confirma, resultaría que las fibras comisurales nacidas del axon de las células empenachadas pequeñas del lado opuesto, llevarían su acción al tallo de los granos y quizás al soma mismo de las mitrales. Pero como el tallo de los granos propaga en definitiva el impulso recolectado á las dendritas de las mitrales y empenachadas, dicha relación indirecta entablada por intermedio de los granos, equivale

á una conexión directa establecida entre arborizaciones nerviosas comisurales y células de penacho, ya mitrales, ya pequeñas (fig. 738).

Por lo expuesto puede verse que, para nosotros, la comisura anterior en su porción anterior procede positivamente de las células de un bulbo y se termina entre las del opuesto. No podemos, por tanto, compartir la opinión de Löwenthal (1), para quien la citada vía nace en el lóbulo olfatorio, mas no en el bulbo. El fundamento de este parecer, esto es, que cuando en las ablaciones del bulbo no es interesado el lóbulo, falta la degeneración en la comisura anterior, tenémoslo también por erróneo, toda vez que nosotros, cuantas veces hemos separado porciones anteriores del bulbo de conejo evitando lesionar el pedículo bulbar, hemos sorprendido, á favor del método de Marchi, degeneraciones, tanto en el tramo anterior de la comisura, como en la zona de los granos del bulbo contralateral. También Probst (2), que ha trabajado recientemente con el método de Marchi, sostiene que la porción olfativa de la comisura brota directamente del bulbo contralateral.

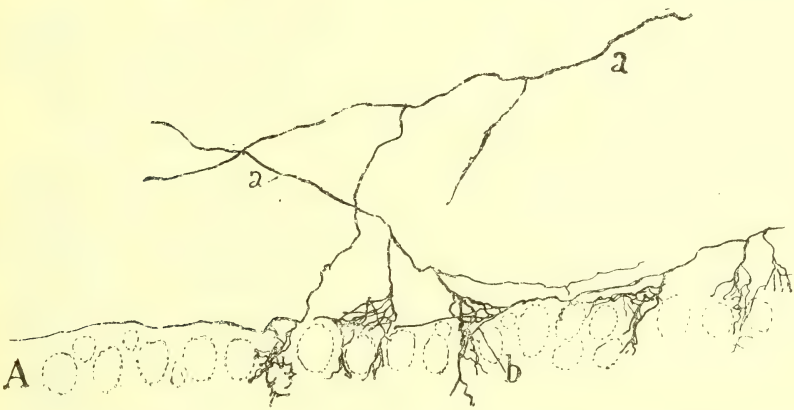


Fig. 742.—Arborizaciones nerviosas intercelulares de la zona de las células mitrales. Bulbo del gato de veinte días.—A, capa de los elementos mitrales; *a*, fibra aferente; *b*, nidos.

Capa epitelial.—Para terminar con la estructura del bulbo, fáltanos exponer que en el eje de este órgano hay una cavidad ventricular cuyas paredes, soldadas en casi toda su extensión, hállanse formadas por varias hileras de largas células ependimales. Los apéndices radiales de estos corpúsculos son muy largos, y, según ha demostrado Blanes, acaban por penachos y ramificaciones complicadas en los plexos de la zona de los granos. Pero, además de estas prolongaciones del epitelio, la capa de los granos contiene, en las inmediaciones del epéndimo, un gran número de elementos ependimales dislocados, cuyo cuerpo se ha retraído hacia la periferia, pero conservándose todavía la prolongación radial y sus pe-

(1) *Löwenthal*: Ueber das Riechhirn der Säugethiere. Braunschweig, 1897.

(2) *Probst*: Zur Kenntniss des Faserverlaufes des Temporallappens des Bulbus olfactorius, etc. *Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil*, 6 Heft. 1901.

nachos terminales. La fig. 742, J, tomada del trabajo de Blanes, trabajo dirigido por nosotros, revela bien esta disposición interesante.

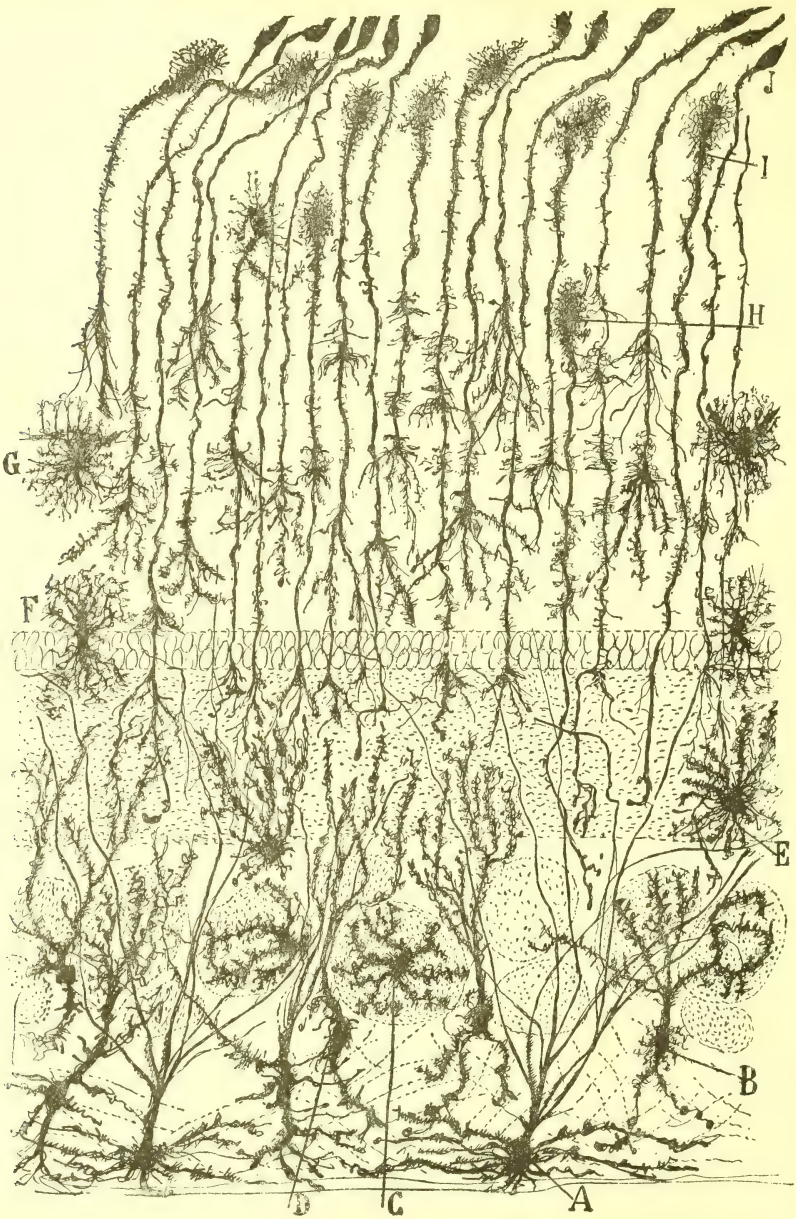


Fig. 743. — Células de neuroglia del bulbo olfatorio del gato de dos meses. — A, células neuróglicas de la capa de las fibras nerviosas ; D, neuroglia interglomerular ; B, C, células neuróglicas cuyas expansiones se arborizan dentro de los glomérulos ; E, células neuróglicas de la capa molecular ; F, neuroglia de la capa de células mitrales ; G, neuroglia de la capa molecular profunda ; H, I, células epiteliales dislocadas ; J, epitelio propiamente dicho. (Según Blanes).

Lóbulo olfativo accesorio. – Cuando se estudian cortes sagitales del bulbo de ratón, conejo y cavia, se observa en la cara superior de este órgano un foco de sección semilunar, ya mentado por Ganser y Kölliker. Este foco, que hemos estudiado recientemente en su textura (1), recibe un manojo especial de fibras olfativas (fig. 744, D), cuyo curso es transversal, y las cuales acaban por arborizaciones cortas, espesas y poco extensas. Debajo de los glomérulos no habitan células mitrales, sino elementos triangulares ó estrellados de mediana ó pequeña talla, que á la manera de los corpúsculos mitrales de las aves, emiten varias dendritas periféricas delgadas, terminadas en otros tantos penachos flojos y poco

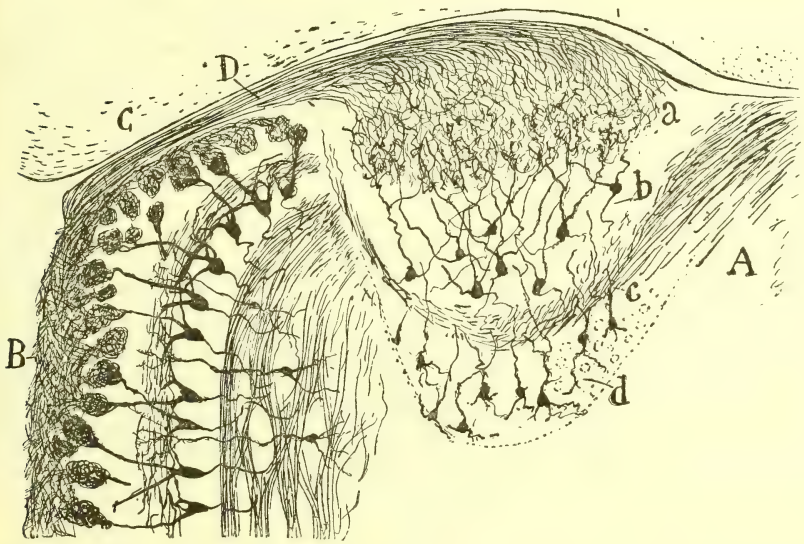


Fig. 744.— Corte horizontal del bulbo olfativo del ratón de veinte días.—A, lóbulo olfativo accesorio; B, corteza olfativa común (lado interno del bulbo), C, punta cerebral; D, nerviecito que se termina en el lóbulo accesorio; *a*, capa de los glomérulos; *b*, células relacionadas con las fibras olfativas; *c*, plano de fibras nerviosas; *d*, granos para dicho centro.

ricos en fibras. El axon de tales elementos tiene su paradero en una zona subyacente de substancia blanca, la cual, según se aprecia en los cortes horizontales del bulbo, envía de preferencia sus contingentes á la raíz olfativa externa (fig. 744, A). Adscritos al foco que estudiamos, existe por debajo de esta zona delgada de substancia blanca, una pléyade especial de granos muy finos y de penacho periférico más delicado que el de los comunes *(d)*. Todavía muestran en territorio más profundo los preparados de Nissl un grupo de neuronas voluminosas, cuyas propiedades no hemos conseguido determinar (fig. 745, G).

(1) *Cajal:* Textura del lóbulo olfativo accesorio. *Revista trimestral micrográfica*, volumen VI, 1902.

No es posible precisar actualmente la significación de este ganglio olfativo, cuya textura, más fina y delicada que el resto del bulbo, recuerda la de la foseta central de la retina. La circunstancia de hallarse completamente separado, sin transiciones, de la corteza bulbar, el hecho de recibir un manojo nervioso olfativo especial llegado de la línea media, y ofrecer una estructura algo especial, dan verosimilitud á la opinión de que dicho foco está encargado de recolectar alguna categoría especial de impresiones olfativas. Morfológicamente, quizá represente el foco olfativo externo y posterior de los batracios y reptiles.

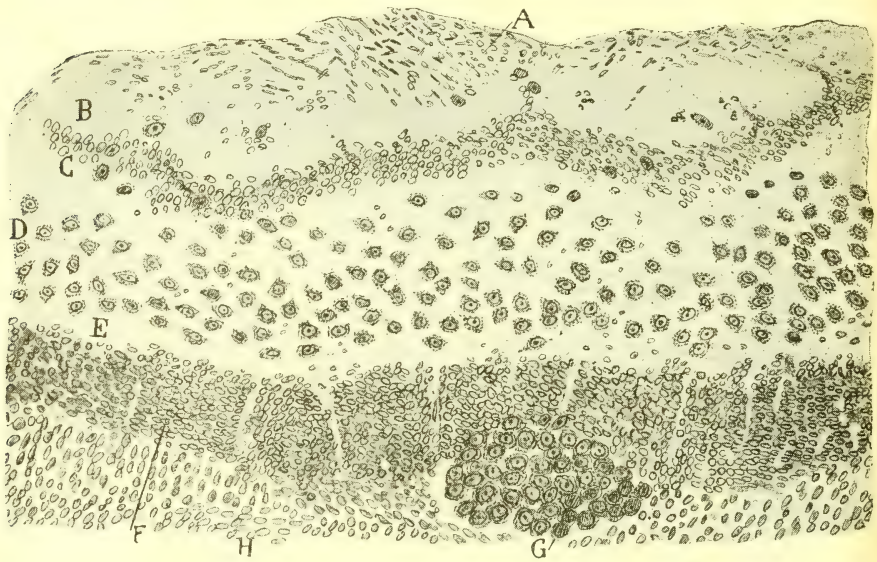


Fig. 745.—Trozo del robusto lóbulo accesorio del conejo de Indias. (Método de Nissl). A, zona fibrilar; B, capa glomerular; C, zona de los granos superficiales; D, capa de las células empenachadas; E, substancia blanca; F, granos; H, células epileliales; G, foco de neuronas gruesas.

Bulbo olfatorio en los vertebrados inferiores.—Las investigaciones de mi hermano (1), recaídas en las aves, reptiles, batracios y peces, las nuestras referentes á los peces (2), las de Retzius (3), Catois (4), Jagodowski (5), efectuadas en éstos y otros vertebrados, y las de Calleja (6) en

(1) *P. Ramón:* Estructura del bulbo olfatorio de las aves. *Gaz. san. de Barcelona,* julio 1890.

— El encéfalo de los reptiles, Septiembre 1891. Barcelona.

(2) *S. R. Cajal*: *Anat. de la Socied. españ. de Histor. nat.* Tomo XXIII, 1894.

(3) *Retzius:* Die Riechzellen der Ophidier in des Riechschleimhaut, &. *Biol. Unters.* Bd. VI, 1894.

(4) *Catois*: Note sur l'Histogènese du bulbe olfactif chez les Seláciéns, &. *Bull. de la Soc. Linneenne de Normandie.* 5.ª serie, un vol., 1 fas., 1897.

(5) *Jadowski:* Zur Frage nach des Endigung des Geruchnerven bei den Knochenfischen. *Anat. Anzeiger*, nº 11. Bd. 19, 1901.

(6) *Calleja*: La región olfatoria del cerebro. Madrid, 1893.

los urodelos, han probado que tanto la mucosa olfatoria como el lóbulo están construídos bajo el mismo plan en todos los vertebrados.

No entraremos aquí en detalles que podrán verse en las monografías de los citados sabios. Como demostración de dicha conformidad estructural, nos limitaremos á reproducir aquí una figura de Calleja que representa el bulbo olfativo de un urodelo *(Pleurodeles Waltii)*. Nótese que, según descubrió P. Ramón, las capas se simplifican, desapareciendo la plexiforme interna y la de células mitrales, que aparece reemplazada por

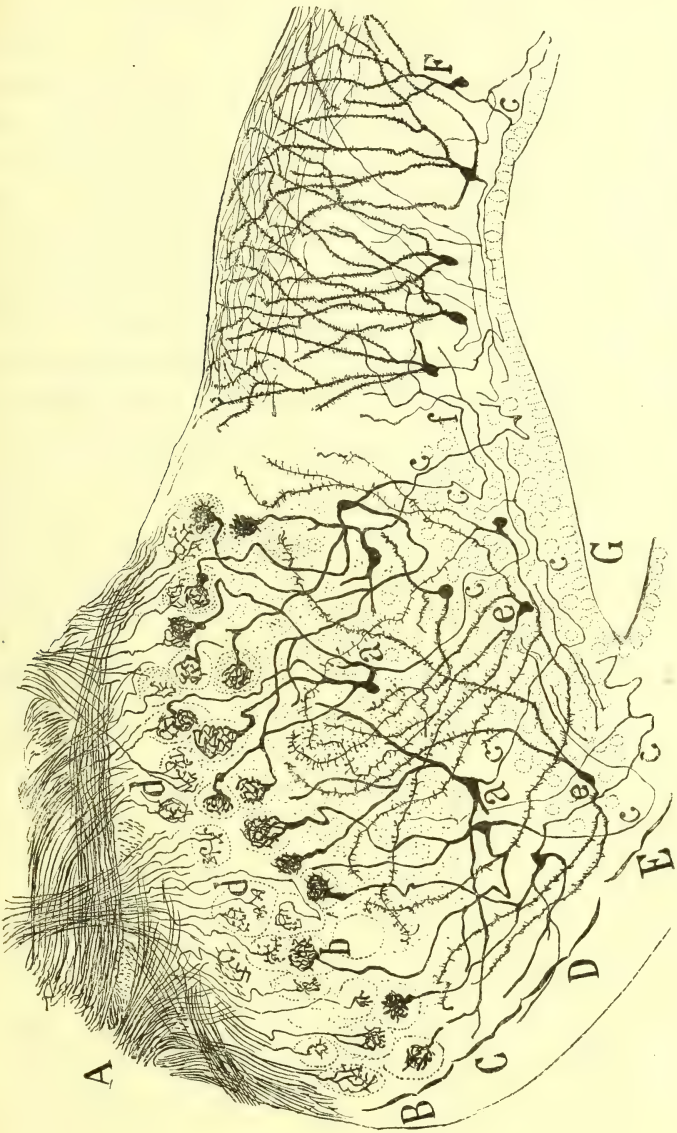


Fig. 746. — Corte horizontal y antero-posterior de la vesícula cerebral del gallipato. — Método de Golgi. — Doble impregnación.—A, fasciculos de fibras olfatorias ; B, capa de los glomérulos ; C, capa molecular ; D, capa de las células empenachadas ; E, capa de los granos ; G, cavidad ventricular ; F, pirámides del cerebro ; *a*, células empenachadas ; *b*, penacho protoplásmico de éstas ; *c*, cilindros-ejes ; *e*, granos ; *d*, arborizaciones terminales de fibras olfatorias ; *f*, cilindros-ejes de células empenachadas.

elementos empenachados dispersos, y obsérvese, además, la falta de los granos periféricos ó corpúsculos de asociación.

La morfología celular ha sufrido asimismo grandes reducciones. Las dendritas secundarias ú horizontales de las células empenachadas han desaparecido, por compensación de lo cual se ha acrecentado el número de dendritas periféricas ó provistas de penacho (fig. 746, *a*). Fenómeno parecido sobreviene en los granos, en los cuales faltan las dendritas internas, quedando reemplazado el tallo periférico por un grupo de ramas espinosas terminadas entre los tallos externos de las células empenachadas. En fin, las bipolares olfativas acaban dentro de los glomérulos (territorios aquí más exíguos) á beneficio de una arborización corta y sencilla de hilos gruesos y varicosos. Los autores que, como Golgi y Monti (1), defienden todavía la antigua idea de que las fibras olfativas forman redes intraglomerulares continuadas con colaterales nerviosas recurrentes nacidas de los axones de los elementos empenachados, debieran estudiar desapasionadamente este caso típico y sencillísimo (peces, batracios y reptiles) de transmisión nervioso-protoplásmica por contacto.

(1) *Monti*: Sulla fina anatomia del Bulbo olfattorio, &. París, 1895.

CAPÍTULO XLII

ESTACIONES OLFATIVAS SECUNDARIAS

Corriente olfativa principal ó raíz externa del bulbo olfatorio. —Estructura de la corteza subyacente á esta raíz. — Textura de la circunvolución del hipocampo.—Región externa ú olfativa de esta circunvolución. — Subículo y presubículo. — Corteza esfenoidal superior ó caudal.

Según acabamos de ver, el primer empalme ó estación olfativa reside en los glomérulos, punto de comienzo de la vía representada por los elementos mitrales.

Los axones de estas neuronas centrales marchan hacia atrás, formando varias corrientes que asaltan el pedículo del bulbo olfativo, en cuya zona superficial ó molecular se concentran. La principal de estas corrientes, la que reune la inmensa mayoría de los axones mitrales, es la situada en el lado externo é inferior del pedículo olfativo, es decir, la *raíz externa* de los autores. Los cortes horizontales muestran claramente que de todas las regiones bulbares llegan tubos mitrales á esta raíz, los de la cara externa bulbar directamente, los de las caras superior, inferior é interna, según líneas oblícuas ó transversales.

Existen, sin embargo, otras corrientes accesorias. Una de ellas, que designaremos *raíz superior,* fórmase en la cara superior del pedículo del lóbulo olfativo, terminándose en las inmediaciones de la punta frontal del cerebro. Otra menos aparente se observa en la cara inferior interna del pedículo, acabando, al parecer, en el tubérculo olfativo ; tal es la *raíz media* de los autores. Todas estas corrientes no aparecen siempre bien deslindadas. En realidad, no son otra cosa que segmentos de la cápsula fibrilar superficial que rodea el pedículo bulbar, y la cual tiene un paraje de gran densidad y concentración : la *raíz externa.*

Pero además de estas vías superficiales formadas por la reunión de los axones de las células mitrales, hay otra corriente central á que ya hemos aludido. Este sistema de fibras finas residentes en el eje del bulbo, resulta de la agrupación de los delicados axones de las células empenachadas, y constituye la vía comisural.

RAÍZ OLFATIVA EXTERNA

La *raíz olfativa externa* es un cordón blanco, robusto, de sección triangular, que costea primeramente el lado externo é inferior del pedículo del bulbo olfativo, cruza después en dirección anteroposterior y algo oblí-

cuamente hacia afuera la cara inferior del lóbulo frontal, y se sumerge, por último, en la zona plexiforme ó superficial del lóbulo piriforme de los animales ó circunvolución del hipocampo del hombre, la cual recorre de delante á atrás. En tan largo trayecto, las fibras de dicha raíz, gruesas en su origen, se adelgazan sucesivamente y se colocan, al nivel de la corteza esfenoidal, en la mitad externa del lóbulo piriforme, y especialmente cerca del surco externo ó frontera separatoria de este lóbulo con el resto de la corteza cerebral (*fisura límbica ó rinal* de los autores).

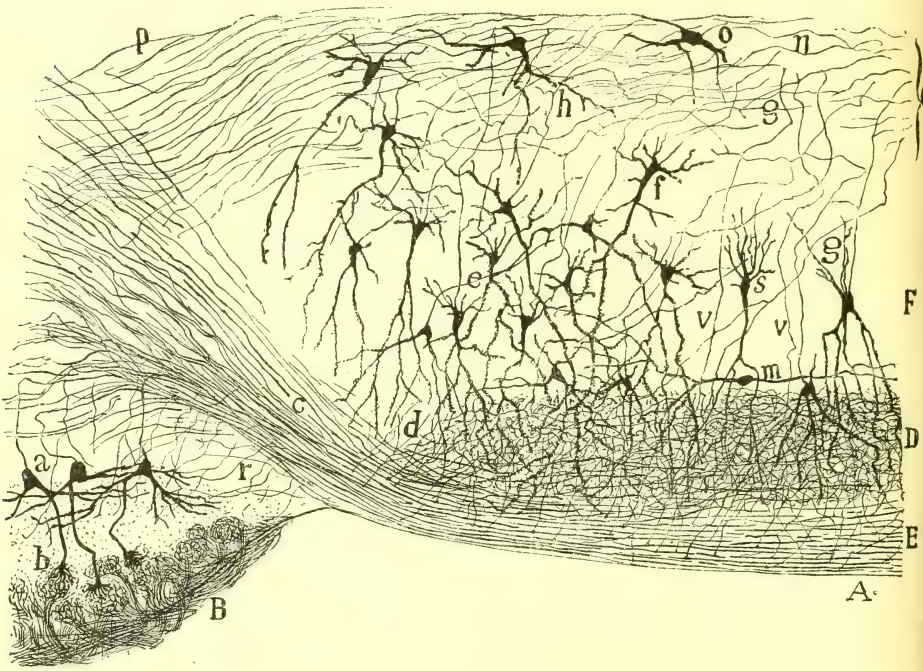


Fig. 747.—Corte antero-posterior del tractus y bulbo olfatorio del cerebro del ratón de quince días. Método de Golgi.—A, raíz externa del nervio olfatorio; B, bulbo olfatorio; D, capa molecular de la substancia gris subyacente á la raíz; F, capa de las pirámides; C, capa de las células polimorfas; *a*, células mitrales del bulbo; *b*, glomérulo olfativo; *c*, cilindros-ejes de células empenachadas constituyentes de la raíz externa; *d*, colaterales de la raíz distribuídas por la capa molecular; *e*, *f*, pirámides; *g*, gruesa célula estrellada; *h*, cilindro-eje de una célula triangular; *o*, célula polimorfa; *n*, fibras nerviosas de la capa de las células polimorfas; *v*, cilindros-ejes ascendentes; *m*, una célula fusiforme horizontal; *v*, colaterales de la raíz externa para el bulbo. (Tomado de C. Calleja).

La continuación de las fibras de la raíz externa con las células nerviosas del bulbo, sospechada hace tiempo por Gudden, Ganser, Golgi y otros autores, fué plenamente demostrada por nosotros (1) en el bulbo de los pequeños mamíferos, así como por van Gehuchten, Retzius, Calleja y

(1) *S. Ramón Cajal*: *Gac. San. de Barcelona*, 1891.

Kölliker. En la figura 741, B, tomada del ratón recién nacido, muéstrase esta continuacion de un modo evidente. También Löwenthal, mediante el método de Marchi (1), ha comprobado este hecho, hoy al abrigo de toda controversia.

En su larguísimo itinerario antero-posterior, la raíz externa olfatoria emite un número prodigioso de colaterales nacidas en ángulo recto ó agudo, y arborizadas en la capa plexiforme de la corteza bulbar ó cerebral subyacente (fig. 747, *v*). Las últimas ramas ó fibras terminales, no-

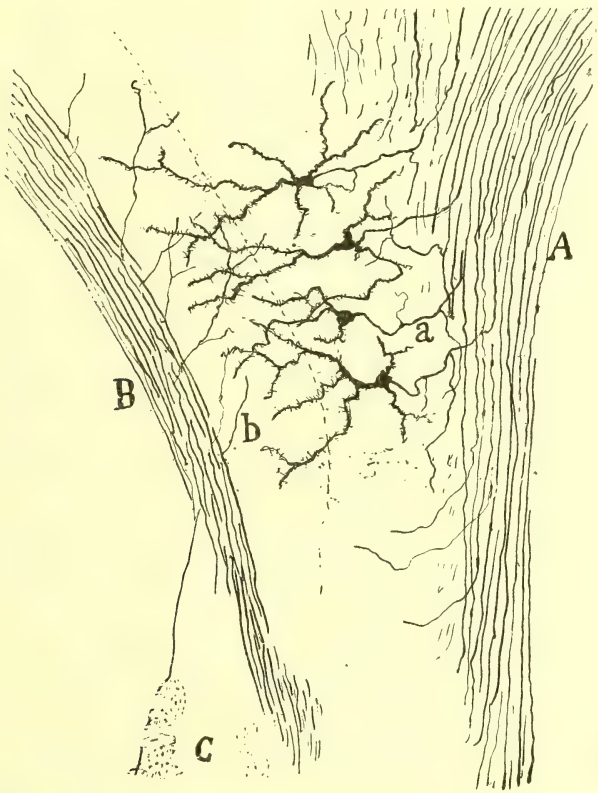


Fig. 748. — Corte horizontal del cerebro del ratón de diez días. — A, plano de las fibras de la comisura anterior; B, raíz externa; C, remate del bulbo olfatorio; *a*, axones bifurcados; *b*, capa plexiforme.

tablemente adelgazadas, se agotan en la corteza esfenoidal, suministran igualmente colaterales y se terminan lo mismo que éstas, es decir, á favor de ramas varicosas y extensas, extendidas por el espesor de la zona plexiforme. En ciertos casos, hemos visto algunas fibras radiculares dislocadas, es decir, desprendidas del yacimiento superficial, las cuales mar-

(1) *Löwenthal:* Ueber das Riechhirn der Säugethiere. Braunschweig, 1897.

chan por la zona segunda de la corteza esfenoidal, trazando grandes revueltas y flexuosidades. En su camino suministran colaterales para las zonas profundas. La existencia de estas radiculares dislocadas, relativamente fáciles de impregnar en el gato, explica el hecho consignado por Löwenthal, de presentarse á menudo, cuando se extirpa un lóbulo olfatorio, degeneraciones secundarias en la zona segunda ó más abajo, de la corteza recubierta por la raíz externa.

Las colaterales de la raíz externa, que constituyen un plexo de los más intrincados que los centros nerviosos nos ofrecen, fueron descubiertas por nosotros (1) en el encéfalo del ratón; más adelante, Calleja (2) hizo de ellas una descripción minuciosa confirmada por Kölliker y otros (fig. 747).

Un hecho interesante es que tales colaterales se arborizan casi exclusivamente en el espesor de la zona molecular ó plexiforme de la corteza frontal y esfenoidal; y como en esta zona se terminan los penachos de las pirámides, se sigue de aquí que la excitación olfativa acarreada por la raíz externa, penetra en las células corticales por las dendritas del tallo, para propagarse al soma, y por último, al axon de las pirámides.

Hagamos notar que, no rara vez se ven dichas colaterales, como reconoció Kölliker, descender más allá de la zona plexiforme; estas colaterales largas, rarísimas en el ratón y conejo, menos escasas en el gato y perro, se arborizan al nivel del cuerpo de las pirámides pequeñas ó corpúsculos polimorfos superficiales.

La corteza gris receptora de las fibras de la raíz externa, comprende tres regiones : el *pedículo del lóbulo olfativo*, el *lóbulo frontal* y el *territorio externo de la corteza esfenoidal*. Los tres territorios cerebrales poseen en el fondo la misma estructura, según hizo notar Calleja en su excelente trabajo sobre el tema. Pero en lo que concierne á la corteza esfenoidal, existen diferencias estructurales suficientes para justificar un estudio separado de este lugar cerebral, que puede estimarse como la principal estación secundaria de las excitaciones olfativas.

Estructura de la corteza bulbar y frontal subyacente á la raíz externa.—La corteza del *tractus olfativo* y del lóbulo frontal cubierto por la raíz externa, ha sido bien estudiada por Calleja, que distingue las siguientes capas : 1.ª, *fibrilar ó de la raíz externa;* 2.ª, *molecular ó plexiforme*; 3.ª, *de las pirámides pequeñas y grandes;* 4.ª, *de los corpúsculos polimorfos*, y 5.ª, *de la substancia blanca.*

1.ª *La capa fibrilar* no es otra que el macizo de tubos anteroposteriores de la raíz externa. En esta zona hay que considerar las innumerables colaterales descendentes de las fibras olfativas ya mencionadas, y algunos tubos terminales que, según reconoció Golgi y comprobó Calleja,

(1) *Cajal* : Sobre la existencia de bifurcaciones y colaterales en los nervios sensitivos y substancia blanca del cerebro. *Gaceta sanitaria de Barcelona*. Abril, 1891.

(2) *Calleja :* La región olfatoria del cerebro. Madrid, 1893.

descienden oblícuamente á través de la capa molecular ó plexiforme para ramificarse, y formar, no una red, según pensaba el histólogo italiano,

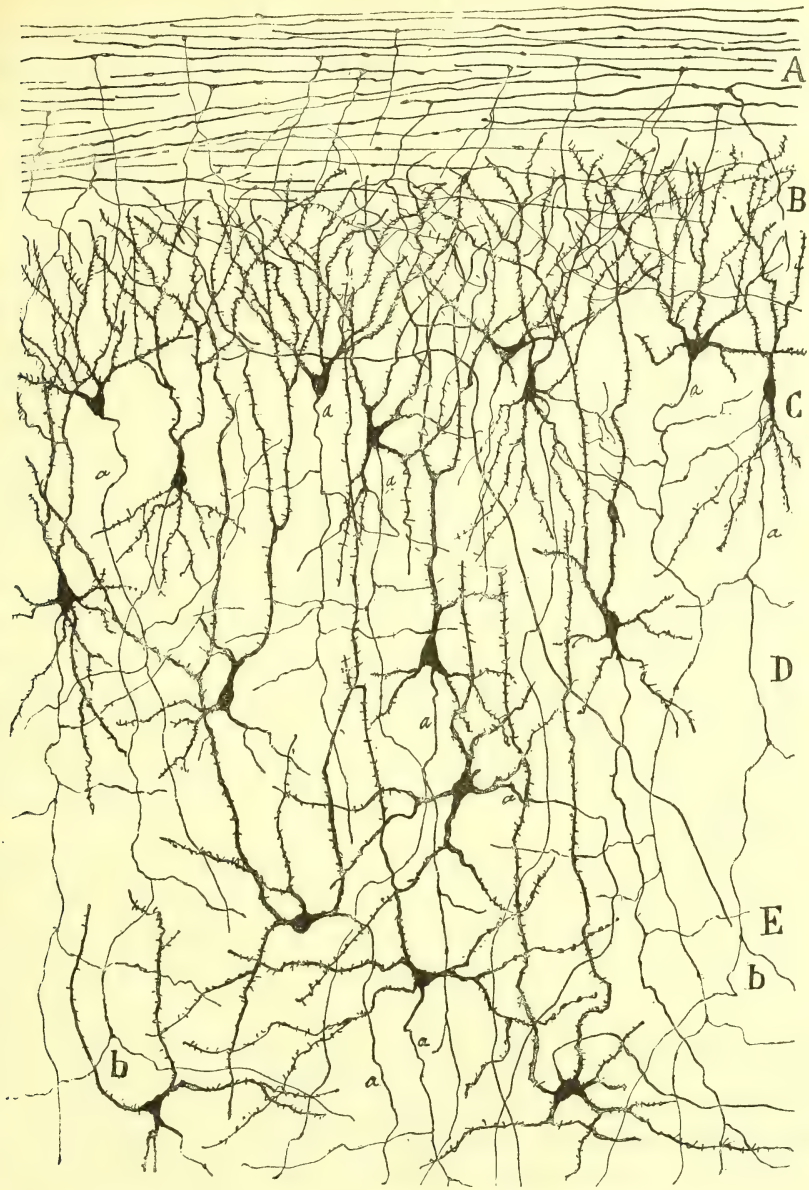


Fig. 749. — Corteza de la región frontal cubierta por la raíz externa.—A, capa de las fibras olfativas; B, capa plexiforme; C, capa de las células polimorfas superficiales; D, capa de las pirámides; E, células polimorfas profundas; *b*, bifurcación de axones.

sino una ramificación varicosa y perfectamente libre limitada á la zona segunda, conforme este último autor observó.

2.ª *Zona molecular.*— Afecta desusado espesor y revela la misma estructura que en las demás regiones corticales, es decir, que está compuesta de un plexo apretado, en el cual intervienen : los penachos de las pirámides ; las dendritas de células horizontales autóctonas, ya de axon largo, ya de axon corto; las arborizaciones nerviosas de tubos ascendentes de Martinotti y, finalmente, según dejamos consignado, las colaterales y terminales de las fibras de la raíz externa (fig. 749, A).

3.ª *Capa de las pirámides pequeñas y medianas.*—Esta zona, que acaso sería mejor designar *capa de los corpúsculos polimorfos superficiales*, pues en realidad contiene formas sumamente variadas, constituye una faja flexuosa y ondulante bastante bien deslindada de las zonas limítrofes.

Según se aprecia en la fig. 749, C, los elementos más superficiales de que consta, afectan figura semilunar, mitral ó triañgular, y suelen carecer de dendritas descendentes, poseyendo cuatro ó más prolongaciones ascendentes extendidas por la capa molecular. Pero á medida que ocupan un plano más profundo, dichas células se acercan más en su forma á las pirámides, hallándose provistas de un tallo radial prontamente descompuesto en un penacho terminal, y de un grupo de dendritas descendentes, á veces reunidas en haz ó en pincel (C).

En todas estas células, el axon es descendente y se pierde en la substancia blanca, después de haber emitido algunas colaterales frecuentemente ramificadas en el plano más profundo de esta zona, donde residen las pirámides más voluminosas. Por lo denás, la configuración de las neuronas de dicha capa es muy variable, pudiéndose sorprender, aun en planos profundos, numerosos elementos cuya figura es triangular, estrellada ó fusiforme, si bien no carecen nunca de dendrita radial destinada al estrato segundo.

4.ª *Zona de las células polimorfas.* — Consta de células voluminosas, á veces más grandes que las pirámides gruesas de la zona precedente, que ostentan gran variedad de formas : estrellada, triangular, fusiforme, mitral, etc. Falta también en tales elementos esa orientación radial típica de las pirámides, pues sus dendritas van en todas direcciones; una de sus prolongaciones, empero, después de describir curso variado, suele correr hacia afuera y asaltar la capa molecular. El axon es descendente, emite algunas colaterales y se incorpora á la substancia blanca. En algunos corpúsculos, generalmente de mediano volumen y de forma en huso, el axon es ascendente y se arboriza en las zonas segunda y tercera (fig. 749, D, E).

5.ª *Zona de substancia blanca.*—De aspecto plexiforme, y no exenta de tal cual corpúsculo polimorfo, este estrato constituye el punto de concurrencia de los cilindros ejes de las células residentes en las capas superpuestas. Tales tubos no se disponen, como en la corteza típica, en hacecillos radiales, sino que engendran un plexo irregular y laberíntico. Mas á pesar de la confusión y complicación de los itinerarios, es dable

apreciar que la mayoría de estos axones, tras un curso flexuoso á través de la zona que estudiamos, gana la porción basal del cuerpo estriado y se continúa con una fibra de proyección. Considerando que casi todos estos tubos suministran una, dos y aun más colaterales largas al nivel de la porción profunda de su trayecto, no parece temerario conjeturar que, de ambas ramas, la más fina está consignada á la comisura anterior. En la figura 748, *a*, mostramos también células de la capa de los corpúsculos polimorfos, cuyos axones se bifurcan, y una de sus ramas, á veces la más gruesa y posterior, se pierde entre las fibras de la comisura ó al menos en el plano fibrilar de que ésta proviene, mientras que la otra dirigíase hacia adelante quizá á arborizarse en la corteza del pedículo bulbar.

En resumen, las fibras de segundo orden nacidas en la corteza bulbar y frontal subyacente á la raíz externa, siguen dos caminos: unas, las más, dirígense hacia atrás profundamente, para ganar la cabeza del cuerpo estriado é incorporarse á la corona radiante; otras marchan hacia adentro y atrás é ingresan en la comisura anterior.

De estos dos órdenes de fibras, las primeras ó de proyección engendran una robusta vía sagital (vía olfativa frontal) que cruza la región hipotalámica y asalta la protuberancia y bulbo. Esta importante vía, á la que hemos aludido ya en otro capítulo, suministra ramas colaterales y terminales para la *stria thalami*, y emite además, en su curso ulterior, nuevas ramillas repartidas en el hipotálamo y singularmente en un foco poco estudiado todavía, emplazado detrás y debajo del núcleo talámico semilunar posterior, entre éste y el cuerpo pituitario. Una parte de la vía olfativa frontal de proyección aparece dibujada en la fig. 600, *h*, donde se advierte el modo de origen de la estría talámica. En la fig. 627, D, se ve su continuación posterior con las colaterales destinadas al foco innominado susodicho *(c)*.

ESTRUCTURA DE LA CIRCUNVOLUCIÓN DEL HIPOCAMPO Y LÓBULO PIRIFORME

La organización de esta región cerebral nos interesa de un modo particular, por ser el punto principal de terminación de la raíz externa, y por exhibir una estructura altamente característica. En la corteza bulbar y frontal subyacentes á dicha raíz, acaban de preferencia colaterales olfativas, mientras que en la esfenoidal tiene su definitivo paradero el conjunto de los tallos progenitores.

Estas ramas terminales no forman en el hombre un manojo aparente á la simple vista, lo que depende de que, en cuanto abordan la circunvolución del hipocampo, se dispersan por una área considerable de la zona plexiforme, sin constituir hacecillos apretados. En cambio, en los animales (conejo, ratón, cavia, etc.), se sorprende la entrada de las fibras, que

destacan por su color blanco sobre el fondo gris del lóbulo piriforme, en el cual divergen en abanico para disiparse en seguida.

La estructura de la circunvolución del hipocampo del hombre y lóbulo piriforme de los animales, ha sido poco estudiada. En general, los autores han distinguido en dicha circunvolución dos regiones ó segmentos: el *subículo* ó porción vecina al asta de Ammon, reconocible por exhibir una zona plexiforme surcada por gruesos haces de substancia blanca; y la porción principal ó lejana del asta donde se ha supuesto una organización casi idéntica á la de las demás circunvoluciones.

Sin embargo, algunos autores entre los cuales debemos citar á Betz, Obersteiner, Dejerine, Hammarberg y sobre todo á Calleja y Kölliker, han dado á conocer algunas particularidades estructurales privativas del lóbulo piriforme y circunvolución del hipocampo.

Uno de los rasgos más típicos de la corteza del subículo, esto es, la presencia, al nivel de la zona de pequeñas pirámides, de pléyades celulares separadas por haces ascendentes de substancia blanca, fué ya reconocido por Betz (1), que designó estos acúmulos, *glomérulos corticales*.

Por su parte Obersteiner (2), que estudió también la estructura del *subículo*, halló en éste una zona molecular muy espesa formada por la reunión de muchos fascículos nerviosos (*substantia reticularis*). Al nivel de la zona segunda, notó también los acúmulos celulares de Betz, así como los cordones blancos que los separan; y, en fin, en la zona tercera creyó ver solamente grandes pirámides. Del resto de la circunvolución hipocámpica no dió detalles.

En un trabajo sobre el asta de Ammon y fascia dentata (3), nosotros expusimos algunos datos sobre la estructura del subículo y zona de transición entre éste y el asta. En el subículo, reconocimos las cuatro capas clásicas de la corteza de los pequeños mamíferos: la molecular, de las pirámides pequeñas, de las pirámides grandes y de los corpúsculos polimorfos. Hicimos notar que los haces superficiales de la zona molecular continuados con la *lámina medullaris circunvoluta* y con el *stratum lacunosum* del asta de Ammon, constan de dos clases de fibras: unas nacidas probablemente en este foco y terminadas en el subículo; y otras nacidas en el subículo y regiones fronterizas de la corteza esfenoidal (lóbulo piriforme), las cuales, concentrándose primeramente en la substancia blanca subventricular, ascenderían dispuestas en haces á través de la corteza subicular y se terminarían en el asta de Ammon. Participarían también en la formación de estas corrientes ascendentes axones de Martinotti, emanados de corpúsculos profundos del subículo. Pero nuestros estudios de entonces no nos permitieron reconocer que el contingente de fibras exógenas de la referida vía ascendente, supera notablemente al de las endógenas y de procedencia amónica, hasta el punto de que se le puede considerar, según veremos más adelante, como un sistema aferente cuyas células de origen residen en circunvoluciones inmediatas.

(1) *Betz*: *Centralblatf. f. d. medicin. Wissench.* núms. 11 y 13, 1881.

(2) *H. Obersteiner*: Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Centralorgane. Leipzig, 1892.

(3) *S. Ramón Cajal*: Estructura del asta de Ammon, *Anales de la Socied. españ. de Historia natural*, tomo XXII, 1893.

Dejerine (1), valiéndose del método de Weigert, ha examinado la estructura del subículo, en donde halla una zona molecular rica en fibras tangenciales, las cuales forman un plexo festoneado en su límite profundo, y cuyos dientes penetran entre las pequeñas pirámides. Del vértice de los festones parten haces radiados que se incorporan á la substancia blanca de la circunvolución. La substancia blanca exhibe dos planos de fibras nerviosas: las finas ó profundas representan colaterales de los axones del subículo y forman parte del *psalterium* ó comisura interamónica; las externas más espesas representan los axones de las pirámides del subículo y asta de Ammon, y establecen verosímilmente relaciones con el fascículo posterior del *cíngulo*, cuyos conductores asocian el asta de Ammon y con el *gyrus hippocampi* y circunvoluciones lejanas de la corteza cerebral.

Uno de los neurólogos que ha consagrado más atención al tema que nos ocupa, explorando por igual y mediante el método de Nissl todas las regiones de la circunvolución hipocámpica, fué Hammarberg (2). Según este sabio, el *gyrus hippocampi* muestra en su mitad externa ó más alejada del asta de Ammon una textura semejante á la de las circunvoluciones temporales, salvo que la zona primera es notablemente espesa, acrecentándose todavía este espesor conforme nos acercamos al asta de Ammon. De acuerdo con Betz y Obersteiner, observó los islotes de la zona segunda y los cordones blancos ascendentes. En su sentir, las capas reconocibles son: 1.ª, molecular; 2.ª, zona de pirámides pequeñas y grandes (2 y 3 capa de otras regiones cerebrales); 3.ª, zona pobre en células con algunas pirámides pequeñas y tal cual elemento irregular; 4.ª, zona de las células gangliónicas, y 6.ª, zona de los corpúsculos fusiformes. Estas dos últimas hállanse muy reducidas de espesor.

Pero los trabajos de Hammarberg nos enseñan poco sobre la morfología de las células y las conexiones de las mismas. Este vacío ha comenzado á llenarse con las investigaciones efectuadas, con ayuda del método de Golgi, por Calleja (3) y Kölliker (4). De ellas hablaremos en el curso de este trabajo. También nosotros hicimos algunas indicaciones, aunque incompletas, sobre la textura del subículo de los pequeños mamíferos (5). Recientemente y después de aparecido nuestro extenso trabajo sobre la corteza olfativa del hombre y de los mamíferos, se ha publicado una monografía de Schlapp (6) en la cual se confirman por el método de Nissl, algunas disposiciones de las neuronas esfenoidales descritas por nosotros.

Nuestras observaciones han recaído sobre el hipocampo del hombre, que hemos estudiado por los métodos de Nissl, Golgi y Weigert. El método de Golgi, sobre todo, utilizado en el niño de quince días á dos me-

(1) *Dejerine*: Anatomie des centres nerveux. París, 1895, tomo I.

(2) *Hammarberg*: Studien über Klinik und Pathol. der Idiotie, etc. Upsala, 1895.

(3) *Calleja*: La región olfatoria del cerebro. Madrid, 1893.

(4) *Kölliker*: Lehrbuch der Gewebelehre. Bd. II, pág. 723.

(5) *S. R. y Cajal*: Estructura del asta de Ammon y fascia dentata, etc. *Anal. de la Socied. españ. de Historia natural*, tomo XXII, 1893.

(6) *Schlapp*: The microscopic structure of cortical areas in man and some Mammals. *The Amer. Jour. of Anat.*, 1903.

ses, nos ha permitido recoger muchos detalles de estructura. Para completar nuestros informes, hemos recurrido también al lóbulo piriforme del gato, perro, conejo y ratón, en los cuales, cuando la edad oscila entre ocho días y un mes, lógranse con el cromato de plata muy expresivas preparaciones.

El estudio sistemático de la circunvolución del hipocampo del hombre y mamíferos, enseña que esta esfera cortical es un órgano múltiple, pues-

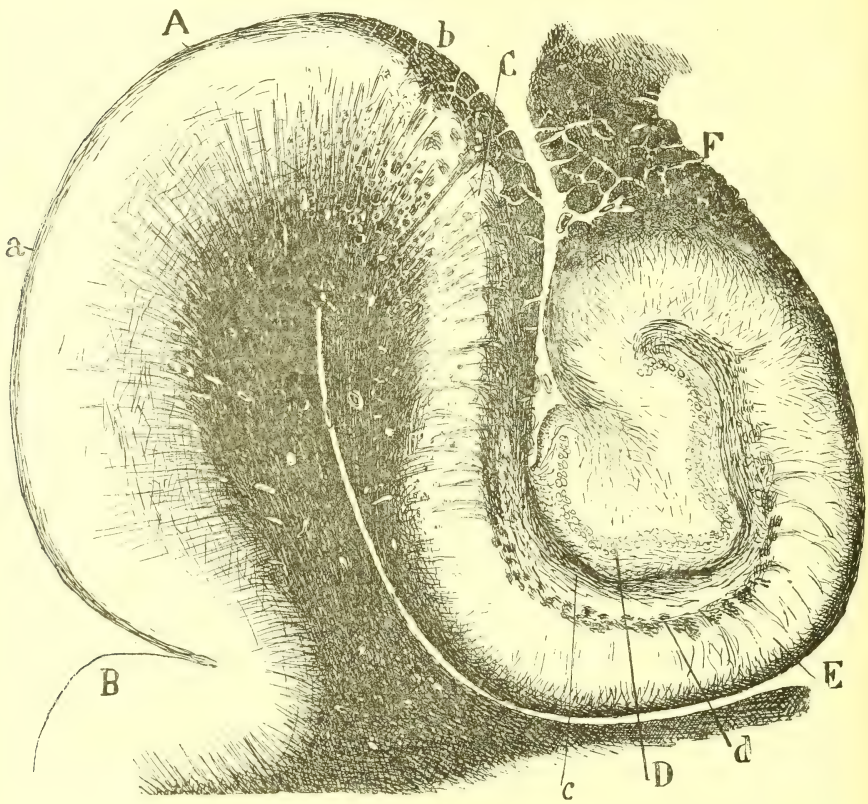


Fig. 750. — Corte del asta de Ammon y circunvolución del hipocampo del hombre adulto. Método de Weigert. Carmin.—A, circunvolución del hipocampo; B, esfenoidal inferior; C, subículo; D, granos de la fascia dentata; E, corteza del asta de Ammon; F, fimbria; *a*, capa plexiforme; *b*, plexo de fibras superficiales del subículo; *c*, corriente del asta de Ammon continuada con éstas; *d*, corriente profunda continuada con las colaterales de las pirámides gigantes.

to que su estructura varía mucho en las diversas áreas del lóbulo piriforme. Nuestros análisis cuidadosos nos han permitido diferenciar cinco regiones: la corteza central ó más saliente del *gyrus hippocampi*, que llamaremos *región olfativa principal;* el *subículo* ó porción amónica, que es el área vecina al asta de Ammon; el *presubículo*, región emplazada entre la central ú olfativa principal y el subículo; la *región externa ó*

fisural, correspondiente al tercio externo del lóbulo piriforme é inmediaciones de la fisura visual; y la *región olfativa superior ó caudal*, situada en el remate postero-superior del lóbulo piriforme, y por tanto, en la vecindad del lóbulo occipital.

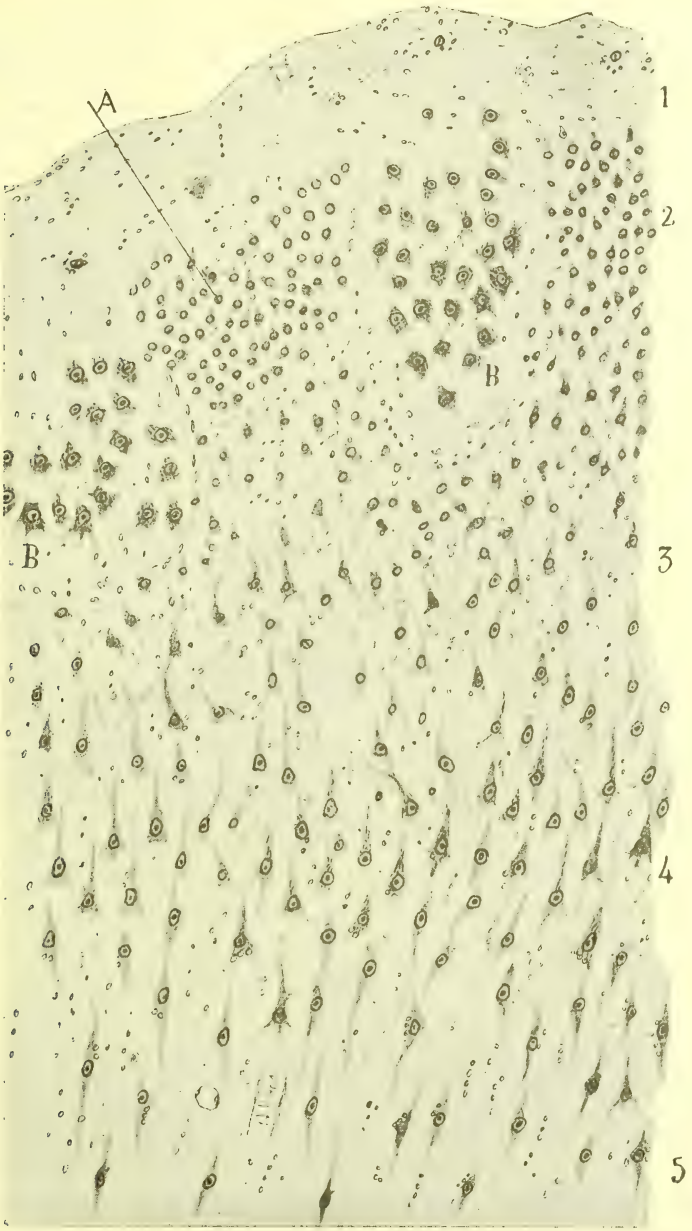


Fig. 751.—Corte de la región olfativa del hipocampo humano. Método de Nissl. Los números de orden marcan las capas. — A, islote de pequeñas pirámides; B, islote de poliformas gigantes.

a) REGIÓN OLFATIVA Ó CENTRAL DEL HIPOCAMPO.—Examinada en los preparados de Nissl, exhibe las capas siguientes : 1.ª, *plexiforme* ; 2.ª, *de las células polimorfas gigantes* ; 3.ª, *de las células borladas ;* 4.ª, *de los corpúsculos piriformes y triangulares* (fig. 751).

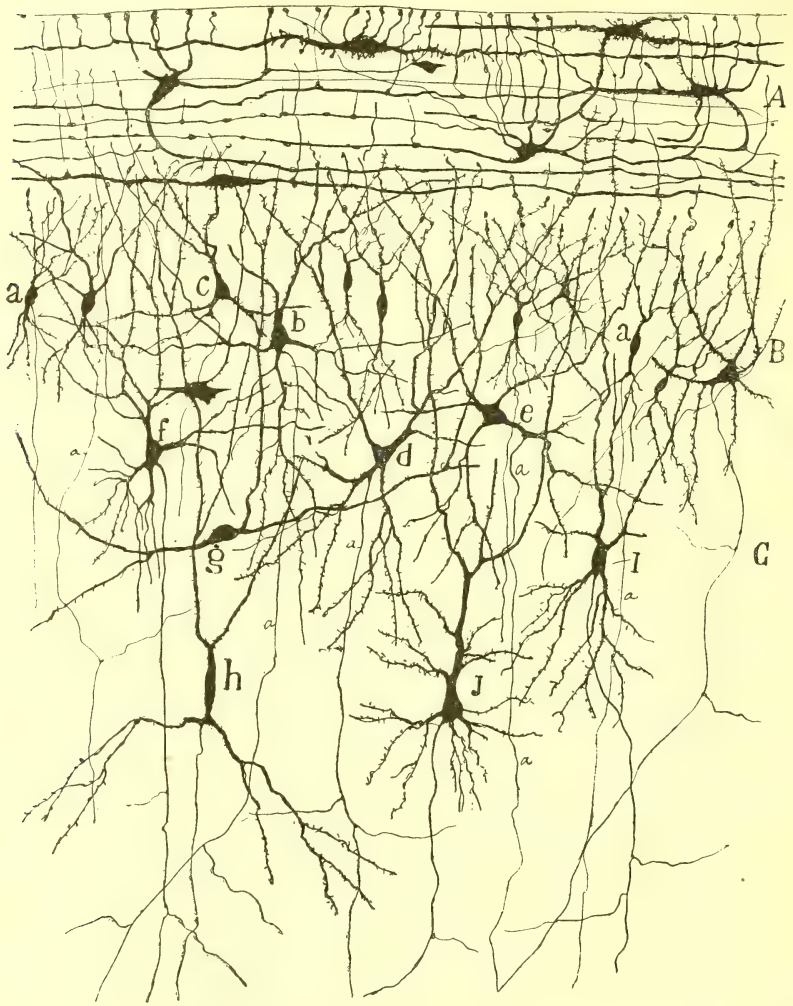


Fig. 752.—Corte de las capas primera y segunda de la región olfativa de la circunvolución del hipocampo del niño de ocho días. — A, zona plexiforme con sus células horizontales ; B, zona de los corpúsculos polimorfos grandes ; C, comienzo de la zona de las células borladas pequeñas. (Región poco alejada del presubículo).

1.° **Zona plexiforme.** — Es sumamente gruesa y comprende dos pisos de composición diferente : el externo ó de las fibras olfativas y el interno ó zona plexiforme propiamente dicha.

El *piso externo* es muy rico en células neuróglicas de largas radiaciones

entre las cuales se ven paquetes de fibras meduladas continuadas con la raíz externa del bulbo olfativo. De vez en cuando, reconocemos aquí también, como en la corteza frontal, colaterales oblícuas ó descendentes esparcidas y ramificadas por la capa plexiforme y zona de los corpúsculos polimorfos gigantes.

El *piso interno* exhibe la composición clásica de la capa molecular cerebral. En ella destacan : 1.°, elementos horizontales, de los cuales re-

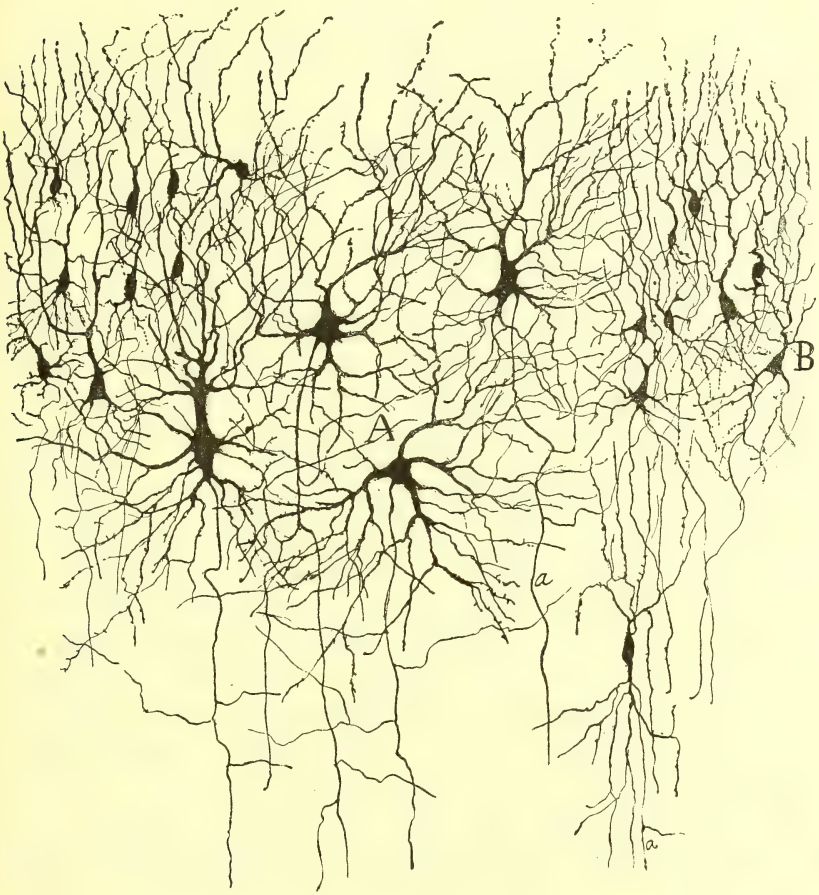


Fig. 753.—Células de la capa de corpúsculos polimorfos gigantes de la región olfativa del hipocampo del niño de un mes.—A, islotes de células gigantes ; B, islotes de pirámides pequeñas.

producimos en la fig. 752, A, algunos ejemplares tomados del niño de ocho días ; 2.°, los penachos protoplásmicos de las innumerables pirámides pequeñas, medianas y grandes situadas en capas subyacentes ; 3.°, corpúsculos pequeños de axon corto ramificados en el espesor de esta subzona ; y 4.°, ramificaciones nerviosas terminales emanadas ya de axones

ascendentes de Martinotti, ya de colaterales recurrentes de pirámides, bien, en fin, de elementos de axon corto emplazados en la capa segunda.

En la fig. 756, B, C, reproducimos algunos de los corpúsculos de axon corto de esta capa y de la subyacente tomados del cerebro del gato.

2.ª **Zona ó de las células polimorfas gigantes.**—Designada por Calleja, que ha explorado atentamente esta zona en el conejo y el ratón, *capa de las células semilunares y triangulares horizontales*, consta de varias hileras de corpúsculos apretados, cuya morfología y disposición varían algo, según el radio de la región olfativa que se estudie.

En la región vecina del territorio presubicular, esta capa constituye una faja continua de corpúsculos grandes entremezclados de células medianas y aun pequeñas, como aparece en la fig. 752, B. Pero en las partes centrales, los preparados de Nissl exhiben islotes alternados de elementos grandes y pequeños (fig. 751, A, B), disposición, ya notada por Hammarberg (fig. 753, A, B).

Las células de los islotes grandes son gigantescas y de figura muy variada, dominando la estrellada, pero con radiaciones numerosas, espesas, divergentes y rápidamente ramificadas. En algunos corpúsculos falta el tallo radial, que aparece sustituído por dos ó tres dendritas arborizadas en la capa primera; en otros, generalmente los más bajos de cada pléyade (fig. 753, A), el apéndice radial aparece ya, aunque corto y prontamente descompuesto en sus ramas terminales. Caracterízanse también estas células por la proligidad de las ramas secundarias y terciarias de las dendritas laterales y descendentes, que engendran á menudo plexos protoplásmicos semejantes á los de los corpúsculos de la oliva bulbar. En cuanto al axon, es muy robusto y desciende hasta la substancia blanca, no sin haber antes suministrado varias colaterales; algunas de ellas son recurrentes y se arborizan sobre las células de la misma pléyade corpuscular. No es raro sorprender en dichos axones bifurcaciones prematuras, como se veía en la fig. 753, A; ambas ramas parecen descendentes y continuadas con tubos de la substancia blanca.

Los islotes de corpúsculos pequeños son más estrechos y residen en plano algo más superficial (fig, 753, B). Contienen elementos ovoideos, fusiformes ó piramidales, de talla diminuta, que va aumentando un tanto hacia lo profundo. La mayoría de estos corpúsculos hállase provista: de tallo radial prontamente bifurcado y descompuesto en ramas varicosas ascendentes; de dendritas finas y granulosas descendentes, limitadas de ordinario en su distribución al interior del foco; y de un axon sutilísimo que, después de un curso inicial variable y á menudo oblícuo, baja á través de las zonas subyacentes, no sin haber antes emitido delicadas colaterales recurrentes distribuídas en la pléyade celular. En los elementos más profundos, las colaterales pueden establecer también conexiones con los corpúsculos subyacentes.

En los parajes donde la zona de los corpúsculos polimorfos gigantes no se halla repartida en islotes, constituyen estas células varias hileras irregulares, en las que aparecen diseminados algunos elementos piramidales medianos y pequeños (fig. 752, B). Carecen los elementos de las

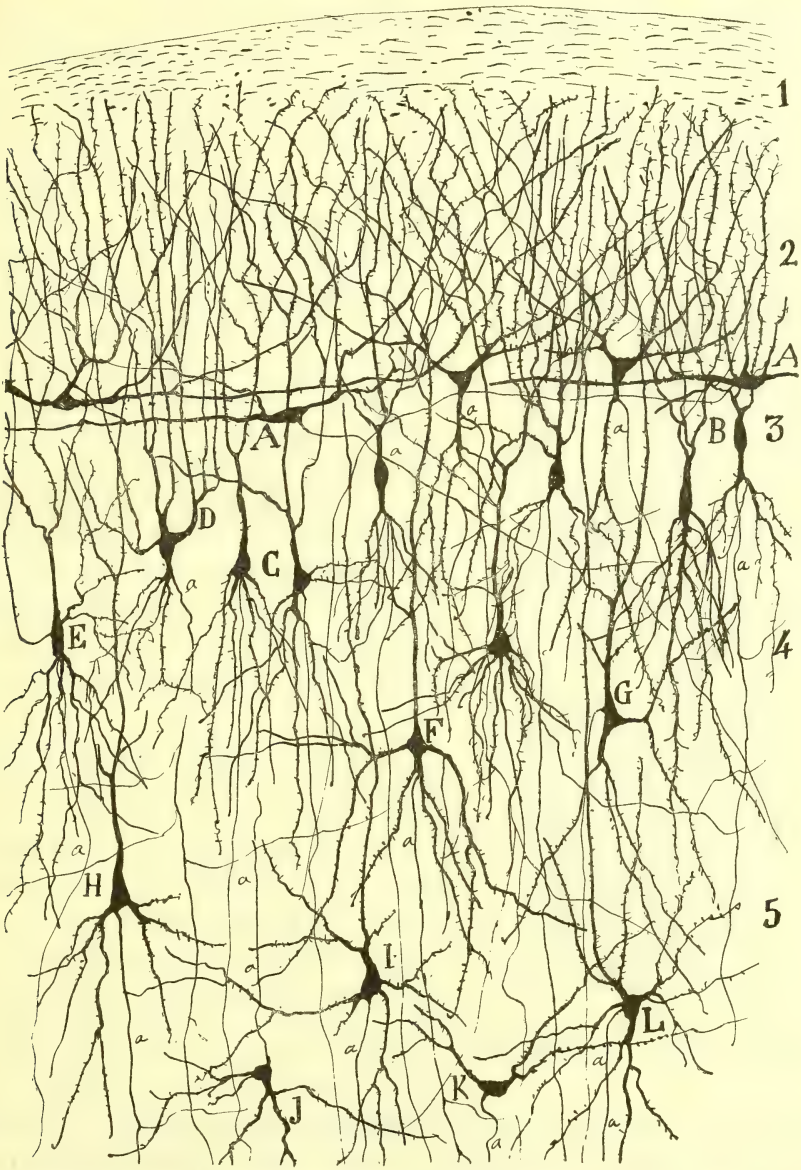


Fig. 754.—Corte transversal del lóbulo esfenoidal del gato. — 1, fibras olfativas; 2, zona plexiforme propiamente dicha; 3, capa de los elementos polimorfos grandes; 4, capa de las pirámides medianas y pequeñas; 5, capa de las células triangulares y fusiformes; A, células triangulares y semilunares de la capa segunda; B, células fusiformes de la misma; C, D, E, diferentes tipos de células borladas.

hileras externas de tallo radial, en lugar del cual exhiben dendritas ascendentes; pero á medida que las células ocupan un plano más hondo, diferénciase un tronco robusto, del cual ofrecen las prolongaciones destinadas á la capa primera. Del cabo inferior del soma, nacen una, dos ó más dendritas descendentes, que se dicotomizan repetidamente y se terminan en el espesor de la zona segunda, y aun en lo alto de la tercera. En cuanto al axon, que suele seguir un trayecto inicial irregular, brota á menudo del tallo descendente y baja hasta las regiones inferiores, no sin emitir cerca de su origen algunas colaterales ramificadas en el espesor de la zona segunda y aun de la primera.

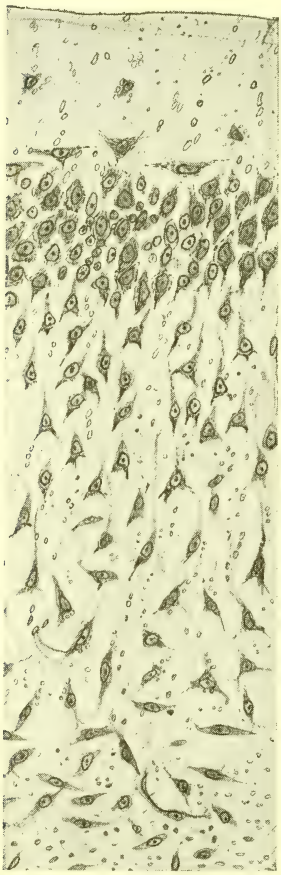


Fig. 755. — Corteza esfenoidal olfativa del gato. (Método de Nissl).

Por lo que toca á los pequeños elementos piramidales ó fusiformes intercalados en las células gigantes polimorfas de las regiones desprovistas de islotes, su figura y demás atributos responden al tipo clásico del corpúsculo piramidal. En el gato, donde hemos logrado estudiar mejor que en el hombre el axon de algunos pequeños elementos de la zona segunda, obsérvanse frecuentemente que estas colaterales tienen curso recurrente, y se arborizan complicadamente entre los cuerpos de las células compañeras (fig. 754, A, B).

En el ratón, conejo y gato, según demostró Calleja, la zona que estudiamos es más sencilla que en el hombre, y en vez de un macizo apretado de células de forma variable, exhibe dos formaciones bastante bien deslindadas: una externa compuesta de células triangulares y semilunares que mostramos en la fig. 754, A; y otra interna más espesa construída de dos ó más hileras de corpúsculos fusiformes, ovoideos y aun francamente piramidales (fig. 754, B). Todos estos elementos aparecen en los preparados de Nissl, constituyendo una masa apretada, en la cual se reconocen también, aunque no con la claridad del subículo, pléyades celulares grandes entremezcladas de algunos elementos menudos (fig. 755).

Plexos nerviosos y células de axon corto de la zona segunda.—Representa la zona que estudiamos el punto de concurrencia y arborización

final de infinidad de fibras endógenas, las cuales engendran un plexo tupidísimo no bien limitado hacia la superficie.

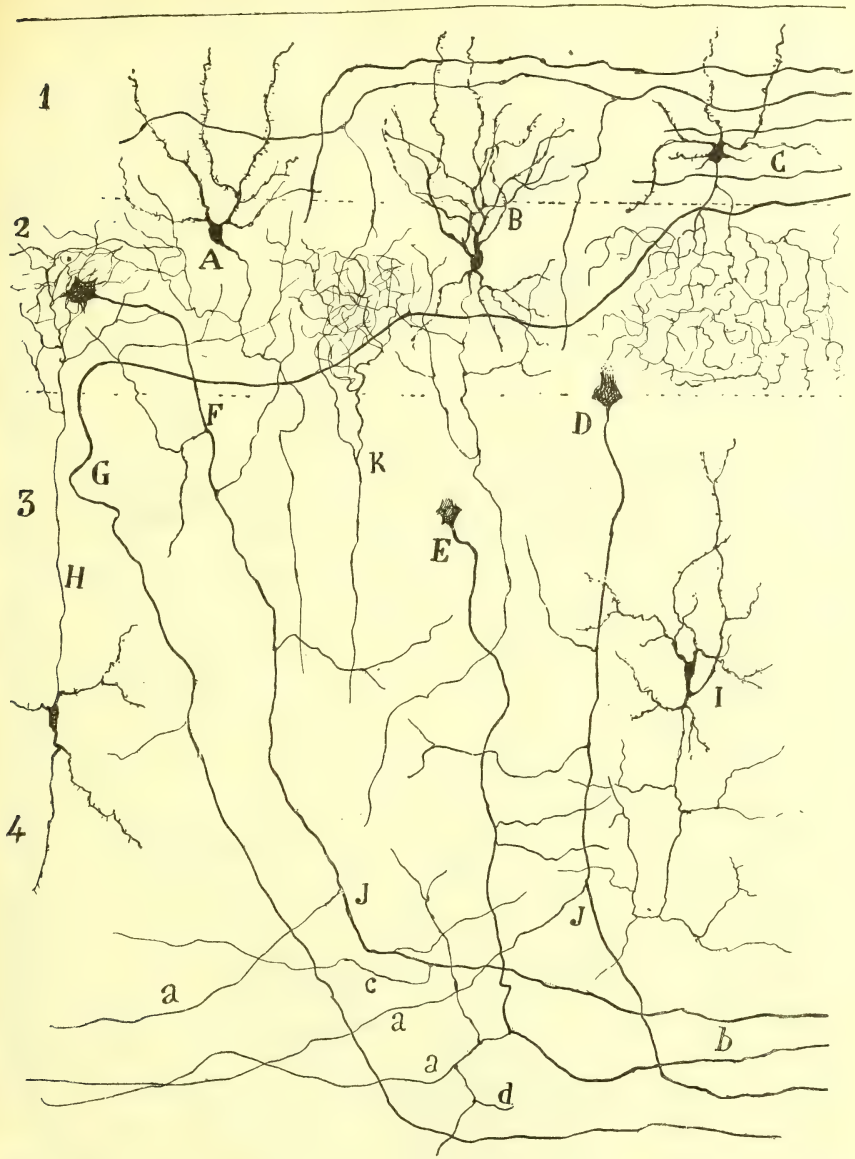


Fig. 756.—Corte transversal de la región esfenoidal olfativa del gato de veinte días. —A, B, células de axon largo de la capa segunda; C, célula cuyo axon se arborizaba en la zona segunda; D, E, F, G, axones de células gruesas residentes en las zonas segunda y tercera; H, K, fibras ascendentes terminadas por nidos nerviosos en la segunda zona; H, célula de axon ascendente.

Entre las células autóctonas de axon corto, cuya arborización terminal se extiende por la zona que estudiamos, cuéntanse: 1.° Un corpús-

culo ovoideo ó triangular de talla mediana, cuyo axon descendente se descompone en una arborización laxa, rica en ramas secundarias y terciarias y exclusivamente desparramada por la zona segunda (fig. 757, C).

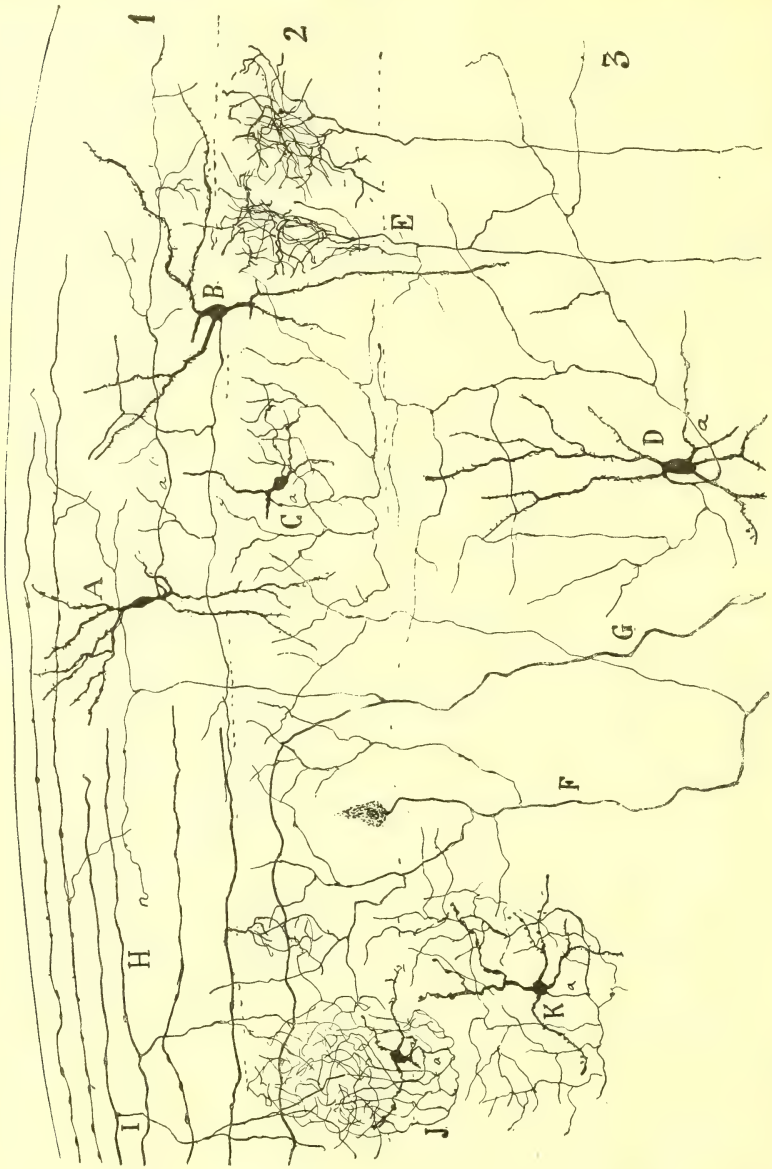


Fig. 757.—Células de axon corto de la corteza esfenoidal olfativa del gato. — 1, capa plexiforme; 2, capa de las células polimorfas grandes; 3, capa de las células borladas medianas y grandes.

Algunos elementos de esta clase viven en la frontera superior de la segunda zona y aun en plena capa plexiforme (fig. 756, C). 2.° Células diminutas esferoidales, provistas de dendritas finas y varicosas y de un axon descompuesto en una delicada y tupida ramificación terminal, que

rodea los somas de los corpúsculos polimorfos y constituye en algunos puntos verdaderos nidos. Algunas de tales células residen por debajo ó en la frontera inferior de la capa segunda (fig. 757, J).

Tales tipos celulares pertenecen á la corteza del gato. En el hombre, acaso por el mal estado del material de que nos hemos servido, no los hemos podido impregnar. En cambio, hemos teñido en la zona segunda ciertas células relativamente grandes de axon corto, en gran parte ascendente, cuyas ramas nerviosas, sin perjuicio de abordar la capa primera, tienen su punto principal de distribución en la segunda (figura 760, A, B, C).

Las fibras nerviosas llegadas de células más ó menos alejadas de la zona segunda, pertenecen á las variedades siguientes: 1.ª Colaterales recurrentes, brotadas de los axones de corpúsculos polimorfos superficiales y distribuídas casi exclusivamente en el espesor de la zona segunda (fig. 756, A, B). 2.ª Colaterales altas emanadas de células gruesas de axon corto, residentes en la zona tercera. En la figura 757, correspondiente á la corteza del gato, reproducimos uno de estos corpúsculos (D), y en la figura 760, que copia las células de axon corto encontradas en la corteza límbica humana, representamos otro (E), cuya prolongación funcional ascendente suministraba ramas á las zonas segunda, tercera y cuarta. 3.ª Arborizaciones terminales de axones ascendentes nacidos de células situadas en la zona tercera ó más abajo acaso. Un corpúsculo de esta clase, pero de talla menuda y de forma piramidal, dibujamos en la figura 756, H. Ciertos gruesos corpúsculos hallados en la corteza humana (fig. 760, F, G), cuyo aspecto corresponde al de las células de Golgi, de gran talla, colaboran igualmente en la construcción de dicho plexo, al cual enviaban una larga fibra ascendente sobriamente ramificada entre los elementos polimorfos gigantes. 4.ª Arborizaciones tupidas en forma de nidos pericelulares complejos, continuados con una fibra ascendente llegada de muy abajo, y que también puede emitir alguna ramita colateral para la zona tercera. Tan interesantes fibras que, hasta hoy, sólo hemos observado en la corteza del gato, parecen provenir de células de axon ascendente residentes en capas profundas; sin embargo, debemos consignar que no hemos podido demostrar la continuidad de estas fibras con el axon ascendente de los elementos de la capa quinta y sexta (fig. 757, E).

3.ª **Capa de las pirámides borladas.** — Kölliker y Calleja, independientemente uno de otro, descubrieron que las pirámides medianas y grandes de la corteza esfenoidal, así como las de la región subradicular del lóbulo frontal, presentan sus dendritas basales reunidas en un pincel descendente, disposición que les presta una fisonomía original; pero no marcaron bien el lugar de la corteza donde esta particularidad se observa, ni la comprobaron en el hombre, toda vez que Calleja la sorprendió

solamente en el ratón y Kölliker en el gato joven. Nosotros hemos logrado impregnar las células aludidas tanto en el ratón, gato y perro,



Fig. 758.—Corte de la corteza esfenoidal olfativa del niño de un mes. En esta figura aparecen las capas de las medianas y grandes pirámides borladas y el principio de la capa cuarta ó de corpúsculos polimorfos.—A, pequeñas células borladas; B, G, H, células borladas grandes; D, célula fusiforme de axon lateral; E, célula triangular de axon arciforme; F, pirámide común.

como en el niño de uno á dos meses, habiendo reparado que no se extienden á todo el lóbulo piriforme, sino solamente á la región olfativa,

es decir, á la central y externa de éste. Esta interesante particularidad morfológica falta, como luego veremos, tanto en el subículo como en la región presubicular, iniciándose en el lado amónico del territorio que estudiamos, y acentuándose á medida que nos aproximamos á la fisura límbica. Cerca de ésta, los penachos descendentes son menos densos, desapareciendo enteramente en el fondo del surco.

En el hombre, la disposición es mucho más acentuada y elegante que en los mamíferos, como mostramos en la fig. 758, A, B. Más que pinceles, las dendritas basales de las medianas y grandes pirámides, parecen formar borlas algodonosas, compuestas de una infinidad de hilos rizados varicosos, espinosos y sumamente intrincados. En las pequeñas y medianas pirámides, el copo fibrilar es de una singular delicadeza y complicación; mientras que en las pirámides grandes, situadas en plano más profundo, los hilos, que son más espesos, déjanse perseguir cómodamente. Estas borlas se muestran tan típicas, que por ellas es dable reconocer al primer golpe de vista la corteza olfativa esfenoidal. A menudo, el tallo, á cierta distancia del soma, exhibe varias dendritas finas horizontales, y no es raro ver, cuándo el cuerpo, en lugar de ser piramidal, afecta figura en huso (fig. 758, C), que el penacho descendente arranca de la prolongación protoplásmica inferior.

El axon emana de la porción basilar del soma, menos en las células fusiformes en que también puede brotar de un lado; desciende más ó menos radialmente suministrando algunas colaterales, y bien al nivel de las células poliformas inferiores, bien más allá, suele bifurcarse en rama gruesa, dirigida hacia adentro y rama fina orientada hacia afuera. A veces, como se veía en B, fig. 758, dicha expansión se inclina resueltamente hacia adentro, emitiendo en el punto de la inflexión dos ó más ramillas. En los casos de bifurcación, cada rama resultante puede emitir á su vez colaterales.

En la corteza del gato y perro, las células en pincel ó en *doble pirámide*, como dice Kölliker, exhiben un axon del mismo modo dispuesto, esto es, que cambia á menudo su ruta descendente, trazando revueltas y acabando, ya lejos, ya cerca de la substancia blanca, por una división en rama interna gruesa, y rama fina externa frecuentemente seccionada de través. La primera fibra nos ha parecido marchar hacia adelante por el plano subventricular de substancia blanca, para ingresar finalmente en el núcleo lenticular del cuerpo estriado; representa, por tanto, un conductor de proyección. La otra rama pudiera constituir un conductor de asociación intracortical ó acaso también una fibra de la comisura anterior.

4.ª **Capa de las células polimorfas profundas ó de los corpúsculos fusiformes y triangulares.** — Como se advierte en la fig. 759, A, B, C, donde copiamos las células más comunes de esta zona en el hombre, la morfología varía en extremo. Reconócense corpúsculos francamente fusi-

formes, provistos de dos robustos tallos ascendente y descendente (figura 759, A, C, H), éste prolongado á menudo hasta la substancia blanca, y aquél hasta la capa plexiforme; otros afectan figura más ó menos piramidal (E, B); en fin, los hay triangulares con un tallo corto lateral des-

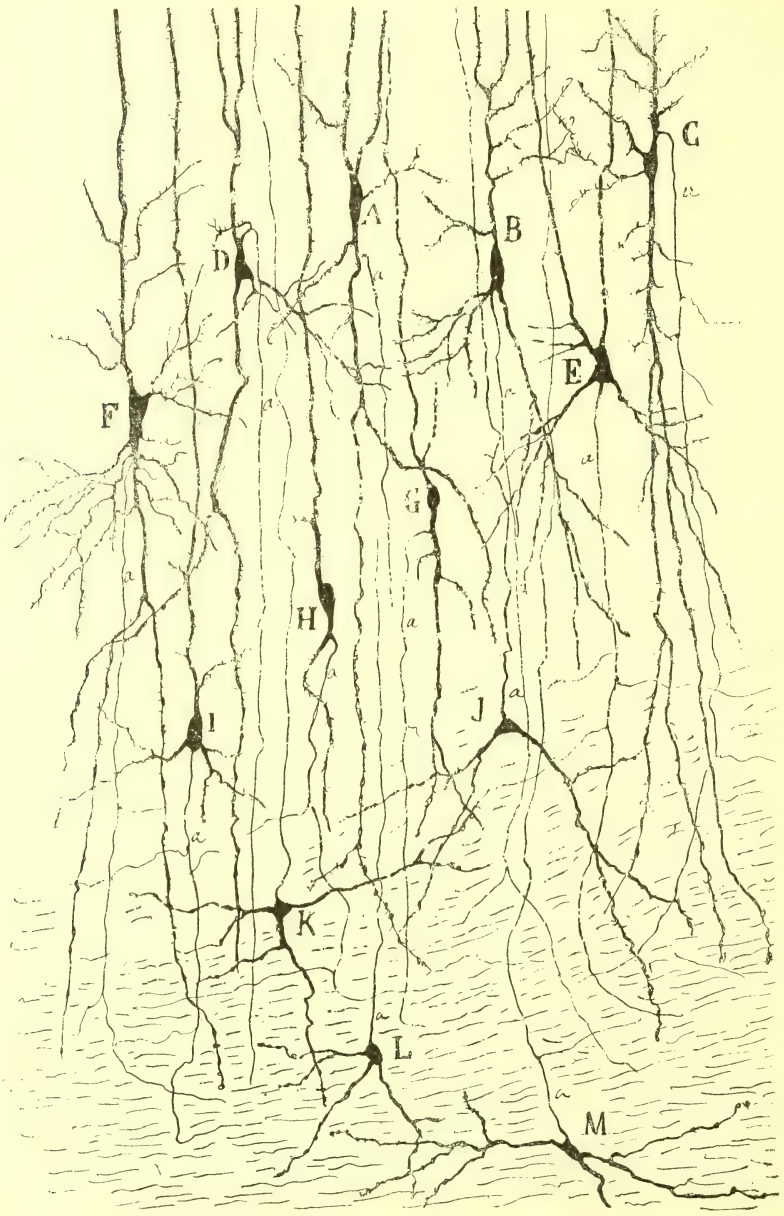


Fig. 759.—Corte de las zonas profundas de la corteza esfenoidal olfativa del niño de un mes.—A, B, C, D, E, F, G, H, diversos tipos de elementos fusiformes y triangulares; K, L, M, células de la substancia blanca provistas de axon ascendente.

compuesto rápidamente en dendritas, además de los largos apéndices ascendente y descendente.

En la mayoría de estas células y aun en las francamente piramidales, no suele faltar una robusta y prolongada dendrita descendente (B, A, D), dendrita que se presenta asimismo con frecuencia en los corpúsculos situados en las zonas superpuestas (fig. 758, II y D). También en el cerebro del gato puede apreciarse, según mostramos en la fig. 754, H, I, L, esta anarquía de formas, hallándose irregularmente mezcladas células triangulares, piramidales, fusiformes y hasta semilunares.

El axon brota generalmente de la porción basilar del soma, menos en los corpúsculos triangulares y fusiformes, en que nace á menudo del lado de éste y aun de la dendrita radial ascendente (fig. 758, E, D y figura 759, C, D). Cuando semejante disposición se acentúa, dicha expansión nerviosa traza un arco de concavidad inferior que recuerda la figura de las células en cayado descubiertas por nosotros en el lóbulo óptico de las aves y confirmadas por van Gehuchten, Kölliker, P. Ramón y Riss.

La capa de las células polimorfas del subículo del ratón, conejo y gato, es particularmente rica en elementos de axon ascendente. Casi todas ellas poseen forma de huso ú ovoidea, con dendritas ascendentes y descendentes; su axon, que afecta un curso complicado y flexuoso, se reparte en las zonas superpuestas, pudiéndose seguir á veces hasta la capa plexiforme.

Substancia blanca.—Es el punto general de concurrencia de todos los axones largos de las células fusiformes, de las borladas y polimorfas superficiales. Esta zona, sumamente espesa en el hombre, constituye en los pequeños mamíferos una delgada capa subventricular, en la cual nótase que la dirección dominante de las fibras es hacia afuera y adelante como en busca del núcleo lenticular del cuerpo estriado. Un examen cuidadoso de los haces de la substancia blanca revela que existen dos categorías de tubos: finos, acaso continuados con colaterales ó axones de pirámides medianas y pequeñas; y espesos, continuados con pirámides borladas grandes y con elementos fusiformes y polimorfos voluminosos. Fibras centrífugas, llegadas de la substancia blanca, no hemos podido hallar, salvo en el subículo y región presubicular, en donde, según trataremos más adelante, penetran dos grandes sistemas de fibras exógenas.

La substancia blanca de la corteza esfenoidal humana (región central y externa), contiene un gran número de células nerviosas diseminadas. En la figura 759, K, L, M, reproducimos algunas de ellas, casi todas provistas de axon ascendente.

Células de axon corto y plexos nerviosos de las zonas inferiores.—En páginas anteriores hemos mencionado las células de axon corto residentes en la zona segunda y el plexo de fibras endógenas y exógenas envolvente de los cuerpos de las células polimorfas externas. Plexos seme-

jantes, aunque mucho menós apretados y complicados, preséntanse también en las demás zonas de la corteza esfenoidal, singularmente en la zona de las pirámides borladas grandes y porción superior de las células de la capa quinta.

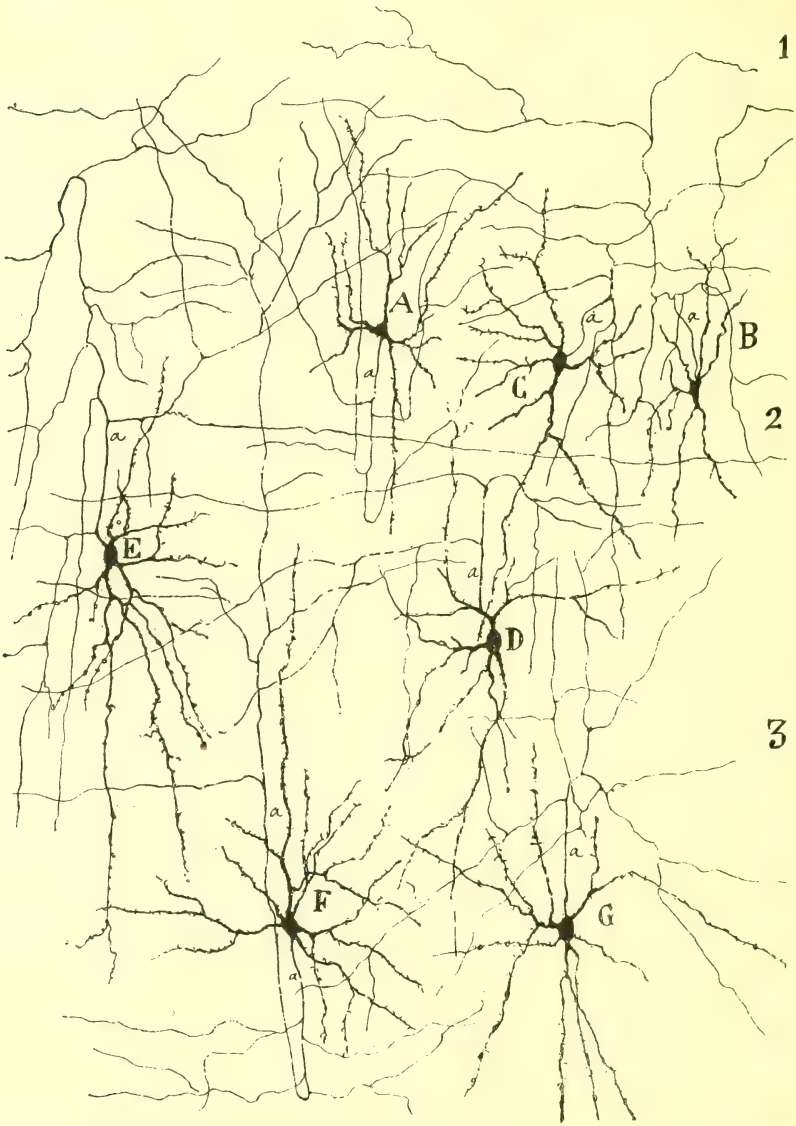


Fig. 760.—Células de axon corto halladas en la corteza de la circunvolución del hipocampo del niño de un mes.—1, capa plexiforme; 2, capa de las células polimorfas externas; 3, capa de las pirámides borladas.

Los elementos de axon corto observados en la corteza humana pertenecen al tipo grande ó mediano de forma estrellada y axon resuelto en arborización difusa (fig. 760).

En suma, y para terminar, diremos que la porción central ú olfativa de la circunvolución del hipocampo posee una estructura altamente característica, que se distingue fácilmente de la de otras esferas corticales por los siguientes rasgos positivos ó negativos: 1.° Por presentar en vez de capa de pirámides pequeñas, una zona de corpúsculos gigantes polimorfos, que en algunos parajes se disponen en islotes alternados con grupos de pequeñas células. 2.° Por la presencia, en la base de las pirámides medianas y grandes, de una borla de dendritas finas. 3.° Por la ausencia de capa de granos, así como de pirámides gigantes. 4.° Por la distribución superficial, es decir, en plena capa plexiforme de las ramificaciones nerviosas sensoriales ó exógenas, las cuales, según es bien sabido, se reparten en las zonas profundas en la esfera visual y motriz. 5.° Por la relativa pobreza en corpúsculos de axon corto. 6.° Por la ausencia de las innumerables células bipenachadas y neurogliformes, tan características de la corteza humana.

Región del subículo.—En los preparados de Nissl caracterízase el subículo por estos tres rasgos: 1.°, la excesiva robustez de la zona primera que aparece invadida por numerosos cordones nerviosos ascendentes llegados de la substancia blanca; 2.°, la presencia en dicha zona primera de islotes erráticos de pequeñas y medianas pirámides, y 3.°, la simplicidad estructural de las zonas subyacentes que se reducen, en junto, á una formación continua de pirámides de mediana y regular dimensión.

Zona primera ó plexiforme.— Examinada en el hombre con el método de Golgi, presenta esta capa una infinidad de haces nerviosos robustos paralelamente dirigidos, los cuales pasan sucesivamente desde el subículo á la capa molecular del asta de Ammon y fascia dentata. En los cortes transversales del *gyrus hippocampi*, la mayoría de estas fibras aparecen cortadas de través ú oblícuamente. Perseguidas individualmente, durante largos trayectos, se advierte que emiten muchas colaterales, distribuídas en el *stratum lacunosum* y *stratum radiatum* del asta de Ammon, y algunas pocas consagradas al subículo, y cuyo modo de terminar no hemos logrado precisar.

Islotes celulares.—Bien aparentes en los preparados de Nissl; se coloran también en los de Golgi, según aparece en la figura 761, A, F, que reproduce los islotes de la zona primera subicular del niño de quince días.

Obsérvese que las células de estas pléyades son más bien ovoideas que piramidales, y afectan menos talla en los planos superficiales que en los profundos. El tallo radial remata por varias dendritas diseminadas por la substancia blanca superficial. En cuanto al axon, que es fino y flexuoso, dirígese hacia adentro, y generalmente, antes de llegar á las zonas más profundas de la corteza, se bifurca en rama interna y externa (fig. 761, *b*), En su trayecto inicial emite varias colaterales, por lo común recurrentes, distribuídas entre los corpúsculos de la misma pléyade celular (fig. 761, A).

Una particularidad notable consiste en que las células de las zonas subyacentes suelen respetar las pléyades ó islotes de pirámides, toda vez que, en vez de cruzarlos con sus largos tallos radiales, reúnense éstos precisa-

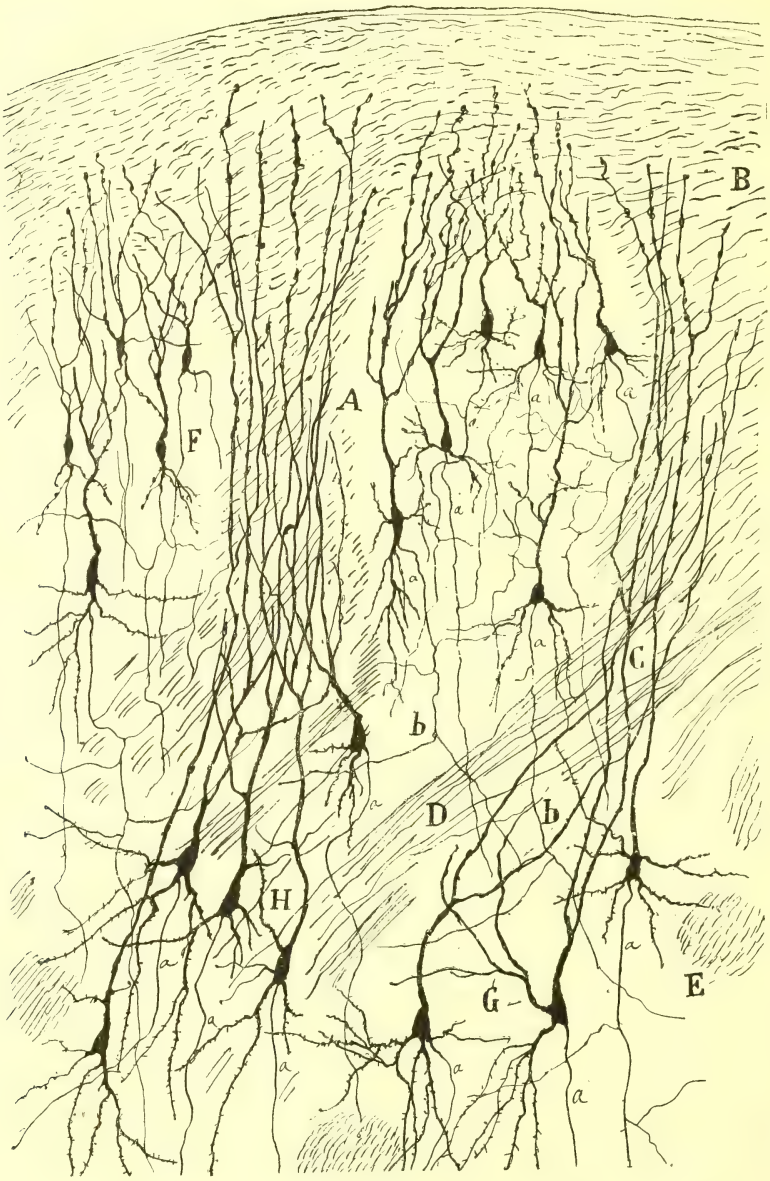


Fig. 761.—Corte de la circunvolución del hipocampo del niño de quince días. Región subicular. — A, islotes de pirámides pequeñas; B, masa de substancia blanca superficial; C, D, haces de tubos que descienden á la substancia blanca profunda; F, otro islote; H, pirámides medianas y grandes, cuyas dendritas suben por los tabiques de substancia blanca; *b*, bifurcación terminal del axon.

mente entre dichos territorios, esto es, en el espesor de los tabiques de substancia blanca que los separan; de este modo, se engendran gruesos manojos de dendritas interpiramidales, cuyos penachos se extienden á veces hasta lo más superficial de la corteza.

Zona de las pirámides medianas y grandes. — Por debajo de la zona plexiforme comienza, según una frontera irregular como dentada, una formación espesa de pirámides bastante voluminosas, que se extiende

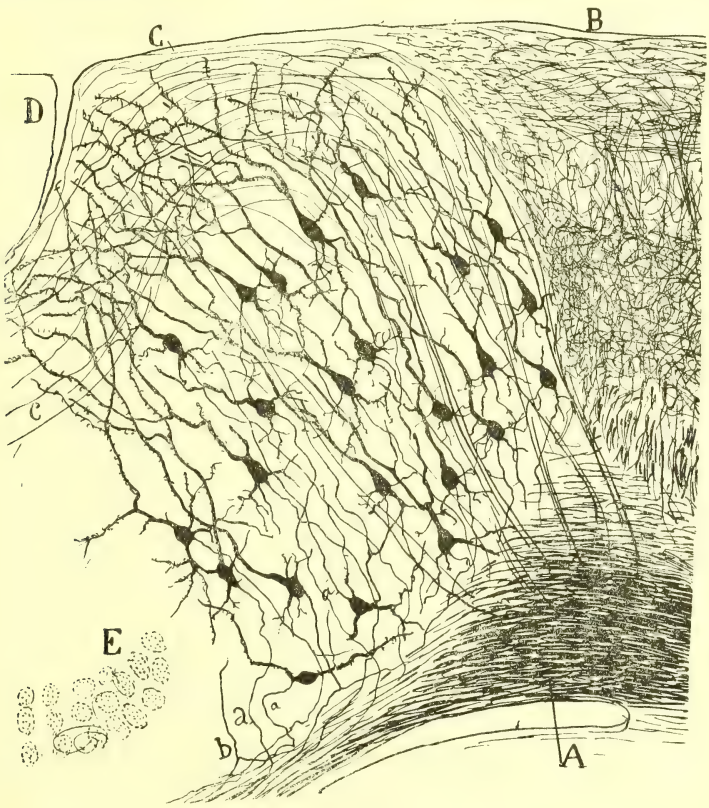


Fig. 762.—Corte sagital del subículo del ratón de quince días.—A, cordón comisural; B, presubículo con sus plexos terminales; C, subículo; D, fascia dentata; E, comienzo de las pirámides del asta de Ammon; *a*, *b*, axones subiculares penetrantes en el asta.

hasta cerca de la substancia blanca. Los elementos más superficiales afectan á veces figura ovoidea y fusiforme, pero su talla desmerece poco de la de las pirámides profundas (fig. 761, G, H). Cada pirámide posee: un tallo radial, á menudo desorientado y dislocado por la presencia de haces nerviosos ascedentes, y por la necesidad ya dicha de respetar los islotes de la zona primera, en la cual se arboriza; dendritas laterales bastante largas y ramificadas; dendritas basilares más largas aún, pero nun-

ca dispuestas en borla ó pincel y, finalmente, un axon que desciende hasta la substancia blanca, donde parece dirigirse hacia adentro, como en dirección del asta de Ammon. Esta penetración en el asta se observa, sobre todo, en el subículo de los pequeños mamíferos, en los cuales se comprueba también, según se manifiesta en la fig. 763, *d*, *e*, que dicha fibra se bifurca en rama interna gruesa destinada al asta y rama fina, que se pierde en la substancia blanca subicular.

Entre dichas pirámides, la corteza humana exhibe constantemente algunas células de axon corto, ya del tipo pequeño estrellado, ya del tipo grande. Tampoco faltan elementos de axon ascendente repartido por la zona molecular y pisos vecinos de pirámides.

Zona de las células polimorfas. — Entremezcladas con haces de substancia blanca horizontal, yacen varias neuronas, generalmente triangulares, estrelladas ó fusiformes, de menor talla que las pirámides de la capa precedente y cuyas dendritas marchan en todas direcciones. El axon parte de lo alto del soma, y se remonta dando ramitas hasta la proximidad de la zona molecular. En los roedores, donde hemos perseguido mejor estos axones, se observa que emiten ramas para toda la extensa capa de las pirámides, llegando las últimas ramillas hasta la zona plexiforme (figura 763, *g*). Además de los corpúsculos de axon ascendente, figuran también en esta capa algunas pirámides ó elementos fusiformes de larga expansión radial y axon continuado con un tubo de la substancia blanca.

Substancia blanca.—Representa una formación colosal en el hombre, menos voluminosa en los roedores, extendida en el espesor de la zona precedente hasta la vecindad del ventrículo. Hacia afuera se continúa este macizo fibrilar con el no menos robusto yacente bajo la región presubicular, y por dentro se adelgaza sucesivamente, pasando á formar la substancia blanca del álveo. Los preparados de Weigert-Pal revelan, sobre todo en los roedores, la existencia en el ángulo subicular del ventrículo de dos planos de tubos nerviosos: el plano profundo ó subventricular, compuesto de fibras meduladas finas (fig. 787, H), y el plano superficial formado de tubos espesos (G).

Las fibras finas ó profundas representan, según veremos más adelante, la vía comisural (*psalterium dorsale*) de la *región olfativa caudal* ó superior. Las fibras gruesas constituyen la vía *esfeno-amónica*, de que más adelante hablaremos. Por ahora, importa saber que esta vía, fragmentándose en hacecillos, atraviesa de abajo á arriba la corteza del subículo, gana la zona plexiforme de éste y marcha en definitiva al asta de Ammon y fascia dentada.

El subículo recibe también fibras nerviosas arborizadas. Como aparece en las figs. 763, *a*, 765, *h*, de la substancia blanca mediante entre la gran vía exógena y las primeras pirámides del asta de Ammon, brotan numerosas colaterales nacidas en ángulo recto ú obtuso, las cuales se arborizan

entre las células subiculares, generando un plexo complicado que no parece extenderse hasta la zona plexiforme. Además, sorpréndese también la llegada y ramificación de tubos terminales descompuestos en laxa y rica arborización. Tales fibras provienen evidentemente del asta de Ammon, toda vez que se las ve prolongarse durante largo trayecto por el territorio del álveo. En su porción preterminal compórtanse de dos maneras: unas, que son las menos, se doblan simplemente para ingresar y ramificarse en el subículo (fig. 763, *b*); otras, más numerosas, se dividen en rama gruesa

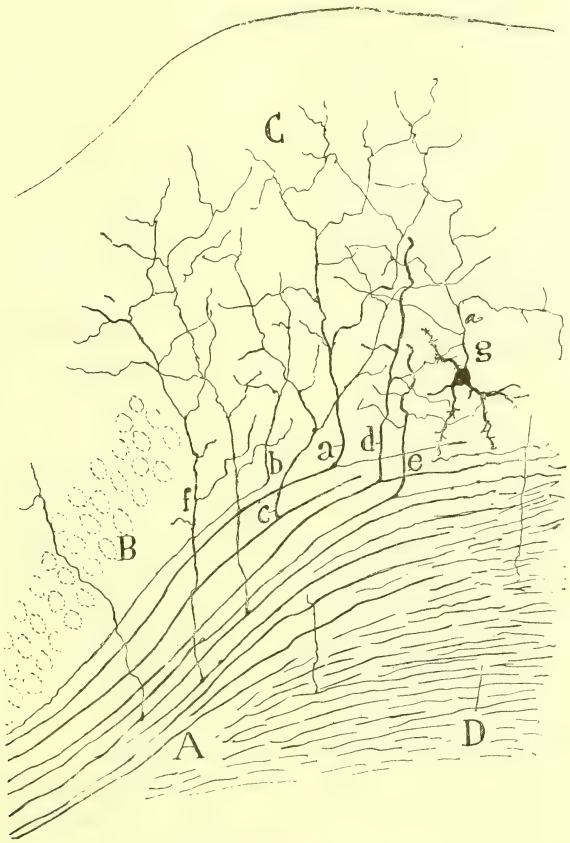


Fig. 763.—Trozo de la región subicular del ratón inmediato al asta. — A, haz penetrante en el álveo; D, vía óptica comisural; C, arborizaciones nerviosas terminadas en el subículo; *a*, *b*, fibras terminales; *d*, *e*, axones centrífugos bifurcados en la substancia blanca.

terminal de distribución subicular y rama fina que continúa el curso primitivo del axon y que acaso se termine en regiones subiculares apartadas (*a*). En fin, recordemos que del subículo proceden axones á menudo bifurcados en rama penetrante en el asta de Ammon y rama generalmente más fina incorporada al macizo de tubos de la vía exógena citada ó á la substancia blanca limítrofe (fig. 763, *e*, *d*).

El doble hecho de existir en el subículo fibras destinadas al asta de Ammon y fibras llegadas de ésta, parece dar á entender una de dos co-

sas : ó que entre ambos centros, subículo y asta, se establece una relación recíproca, cosa que creemos poco verosímil, ó que entre los dos subículos existe, al igual de lo que ocurre en el asta de Ammon, una vía comisural. Podría igualmente brotar del subículo una vía de proyección incorporada á la fimbria, en cuyo supuesto la analogía entre dichos dos centros sería todavía mayor, pues según es bien sabido, la fimbria encierra muy principalmente la vía de proyección del asta.

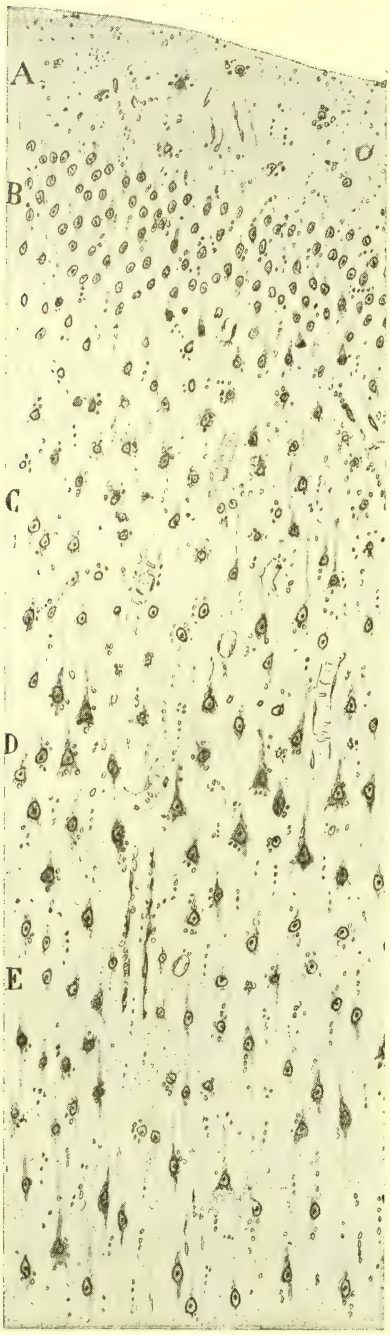


Fig. 764. — Corte de las capas medias y externas de la corteza del presubículo en el hombre. Método de Nissl. — A, capa plexiforme; B, pequeñas pirámides y elementos fusiformes; C, zona plexiforme profunda; D, zona de pirámides medianas y grandes; E, zona de corpúsculos fusiformes y triangulares.

Región presubicular.—Esta porción cortical, vecina del subículo, posee atributos propios que permiten separarla claramente de los territorios inmediatos (fig. 764).

De la porción olfativa difiere por carecer de la zona de células polimorfas gigantes, y del subículo por exhibir mayor complicación de capas y en especial una zona tercera plexiforme poblada de corpúsculos pequeños. Sus zonas son : 1.ª *Plexiforme*, en la cual habitan células horizontales piriformes y corpúsculos de axon corto. 2.ª *Capa de las pequeñas pirámides y células fusiformes*, constituída por una faja (no dispuesta en islotes, pero sí en ondulaciones) de pequeños elementos fusiformes, triangulares y piramidales, y tal cual corpúsculo poligonal algo voluminoso, probablemente de axon corto. 3.ª *Zona plexiforme profunda*. Extensa faja pobre en células, entre las cuales figu-

ran pequeñas y medianas pirámides y algunos corpúsculos estrellados y triangulares de variado volumen (fig. 764, C). Esta zona es el punto principal de ramificación de una vía importante venida de la substancia blanca. 4.ª *Zona de pirámides medianas y grandes*, entre las cuales destacan algunos corpúsculos fusiformes y triangulares. En ciertos sitios, estas células se presentan seriadas á causa de la presencia de haces nerviosos ascendentes. 5.ª Finalmente, viene la zona de las *células fusiformes* y *triangulares*, semejante á la de otras regiones corticales, pero poco diferente de la anterior, á causa de la similitud de los tamaños celulares y la existencia de transiciones entre ambas. Estas dos últimas capas, sobre

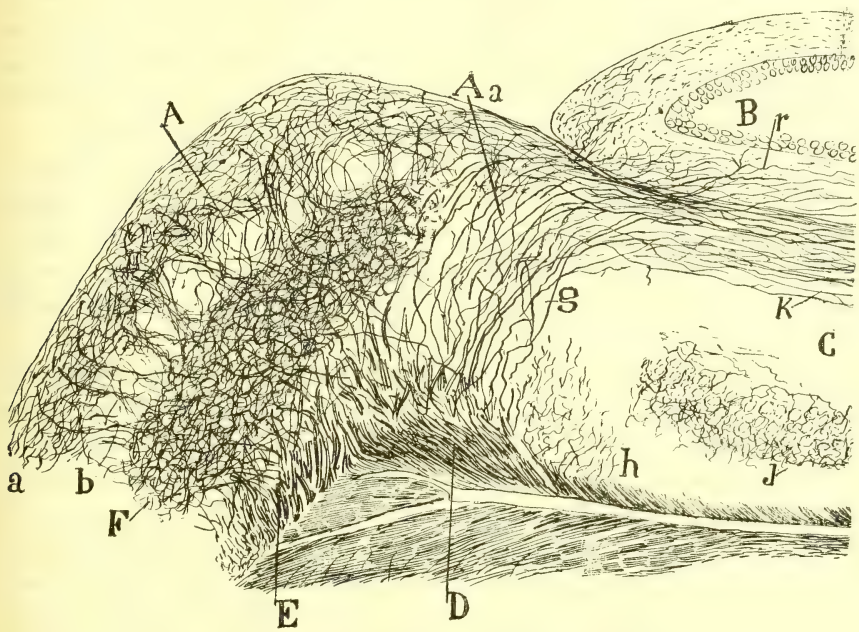


Fig. 765.—Corte sagital del subículo y presubículo del ratón.—A, presubículo; B, fascia dentata; C, asta de Ammon; D, cordón amónico comisural; E, substancia blanca plexiforme subyacente al presubículo; F, plexo terminal tupido de tubos centrípetos exógenos; *a*, zona plexiforme; *b*, zona de las células fusiformes; *g*, haces perforantes; *h*, colaterales para la corteza subicular.

todo la quinta, aparece en los preparados de Weigert-Pal invadida por numerosos haces nerviosos que los cortes frontales muestran cortados de través. También en las capas tercera y segunda se ven algunos hacecillos aislados continuados con la formación blanca profunda y con los tubos tangenciales de la zona primera.

En los roedores, donde hemos aplicado con éxito el método de Golgi (fig. 765, F), aparece un rasgo altamente característico de este lugar cortical; un plexo nervioso densísimo extendido por el espesor de la capa 3.ª y formado por la ramificación final de innumerables fibras exó-

genas, llegadas de la substancia blanca subyacente al ángulo ventricular. La presencia de este plexo, excepcionalmente rico, distingue, al primer golpe de vista, en los buenos preparados de Golgi, la región presubicular, del subículo y de la porción olfativa del lóbulo piriforme. La extensión y riqueza en el hombre de este plexo nervioso, hacen imposible analizarlo con provecho; pero en el ratón y conejo de doce á veinte días se puede estudiar perfectamente (fig. 765, F), advirtiéndose que sus fibras nacen en su mayoría del plano más inmediato de la substancia blanca, se bifurcan repetidas veces al nivel de las zonas quinta y sexta, y se resuelven en ramificaciones libres que cubren todas las capas, exceptuando solamente la segunda, á través de la cual cruzan muchas ramillas ascendentes, formando hacecillos irregulares. Muchas de dichas ramitas, después de ganar la capa 1.ª, marchan horizontalmente hasta más allá del subículo é ingresan en el asta de Ammon. Del origen y terminación de esta importante vía exógena, hablaremos más adelante.

Los precedentes apuntes sobre las cortezas *subicular y presubicular* hacen verosímil la opinión de que estos territorios esfenoidales no representan estaciones olfativas directas. Puesto que carecen de fibras terminales de la raíz olfativa externa, y en cambio parecen recibir axones de la región esfenoidad central, podrían estimarse como centros olfativos de asociación ó conmemorativos.

Porción externa ó fisural del hipocampo. — A medida que avanzamos hacia el lado externo de la circunvolución hipocámpica, los islotes de células gigantescas desaparecen, y sus elementos, cuya talla se va reduciendo progresivamente, se disponen en una formación regular y continua. Constitúyese de este modo, no sin algunas transiciones de disposición (interrupción del estrato, apiñamientos irregulares de células), la capa segunda de pirámides pequeñas de la corteza común. Bastante antes de llegar al fondo de la cisura límbica, la substancia gris adquiere los rasgos de las circunvoluciones de asociación, destacándose sucesivamente y con entera claridad: las zonas primera ó plexiforme, la segunda de las pequeñas pirámides, la tercera ó de las medianas, la cuarta ó de las grandes y gigantes superficiales, la quinta ó de los granos, la sexta ó de las pirámides grandes y medianas profundas, y la séptima ó de los elementos fusiformes ó triangulares.

Corteza esfenoidal caudal ó superior. — Nuestros estudios han probado que la región más alta y posterior del lóbulo piriforme no recibe fibras olfativas directas, debiendo considerarse como un foco olfativo conmemorativo ó de asociación, de estructura y conexiones especialísimas.

La topografía en el conejo y gato puede verse en la figura 769, A. Nótase que en el gato la frontera superior está trazada por una anfractuosidad horizontal. Inferiormente el límite no se aprecia sino en los cortes.

Lo que mejor marca la individualidad de este territorio es el aspecto de sus capas en las preparaciones de Nissl. En el corte longitudinal del lóbulo piriforme representado en la figura 766, B, se reconoce la región cortical que nos ocupa por la súbita aparición de dos zonas profundas: una de granos ó células diminutas, ausente en la región esfenoidal inferior, y otra plexiforme ó molecular, emplazada entre los granos y grandes pirámides. Repárase también que la zona plexiforme superficial se

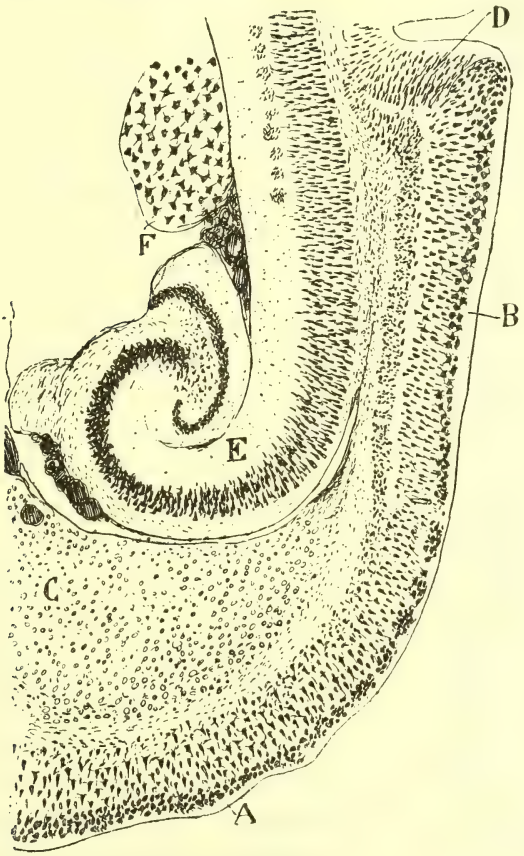


Fig. 766.—Corte sagital central del lóbulo piriforme del gato de mes y medio. Método de Nissl.—A, corteza esfenoidal claramente olfativa; B, foco esfenoidal superior; D, terminación superior de este foco al nivel de la circunvolución transversal; C, foco lenticular; E, asta de Ammon.

espesa y que los elementos polimorfos externos pierden la disposición en islotes y se ordenan en hileras regulares. Los estratos que dichos cortes muestran y que presentamos detallados en la figura 767 y 768, son: 1.ª, *capa plexiforme*; 2.ª, *capa de las células estrelladas grandes*; 3.ª, *capa de las pirámides medianas y grandes*; 4.ª, *capa plexiforme profunda*; 5.ª, *capa de las células horizontales*; 6.ª, *capa de los granos ó pirámides*

pequeñas; 7.ª, *capa de los elementos polimorfos;* 8.ª, *capa de la substancia blanca.* De todos estos estratos, el más espeso es el tercero, que forma sólo más del tercio de toda la corteza, y el más delgado el de las células horizontales que en muchos puntos hállase representado por una ó dos series discontinuas de elementos.

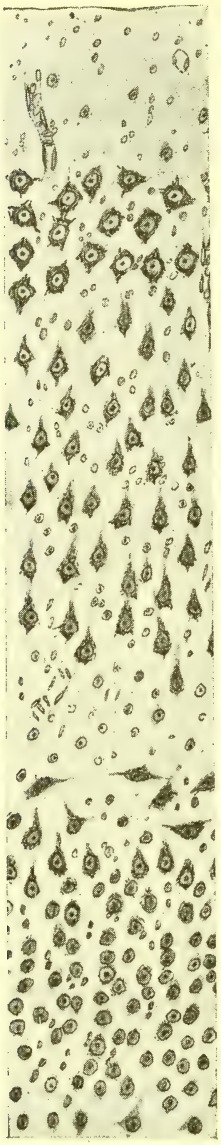


Fig. 767.—Corte transversal de la corteza esfenoidal superior del conejo adulto. — A, plexiforme superficial; B, células estrelladas grandes; C, células piramidales medianas; D, plexiforme profunda; E, células fusiformes horizontales; F, Granos. Método de Nissl.

Las referidas estratificaciones preséntanse casi de igual modo en el ratón, rata, conejo, cavia, perro y gato. A este último animal corresponde la figura 768, que representa un trozo más aumentado del corte sagital, dibujado en la fig. 766, B.

1.ª **Zona ó plexiforme.** — Reproduce la construcción histológica clásica de esta capa en toda la corteza, por lo cual no la detallamos.

Sólo un factor merece mención especial. Está representado por las fibras ascendentes, las cuales abordan en grandísimo caudal la zona plexiforme, y á la altura de todos los planos de ésta, pero especialmente del profundo ó vecino de las células estrelladas, se hacen paralelos, engendrando un plexo tupidísimo y sumamente difuso. En el seno de este intrincado plexo destacan por su robustez ciertos axones ascendentes robustos, los cuales, una vez transformados en tangenciales, marchan de preferencia de abajo á arriba, recorriendo, por distintos planos de la zona primera, casi toda la extensión del foco, y resolviéndose en numerosas colaterales arborizadas, no sólo en dicho estrato, sino también, y muy especialmente, en la capa de corpúsculos estrellados grandes. Ninguna de estas fibras gruesas traspasa hacia arriba la frontera del núcleo angular para invadir la corteza occipital supero-interna. Tampoco inferiormente las hemos visto salir del susodicho ganglio. De ordinario, cuando se las persigue hasta sus orígenes, compruébase que, tras un trayecto ascendente variable, húndense en las

zonas grises medias ó profundas, cesando en ellas bruscamente la impregnación, como si el cromato argéntico hubiera respetado la célula de origen. Tales descensos del tallo principal sorpréndense de preferencia en el cuarto inferior del foco. Además, según veremos más adelante, es muy frecuente ver cilindros-ejes nacidos de células de axon ascendente remontarse á la zona primera y continuarse con fibras tangenciales espesas, medianas ó finas. Todo hace, pues, creer que los mencionados tubos tangenciales gruesos representan el trayecto periférico de conductores endógenos; sin embargo, este punto no lo consideramos suficientemente dilucidado.

2.ª **Capa de las células estrelladas grandes.** — Los preparados de Nissl nos presentan tales elementos de regular talla (24 á 30 μ), de forma poligonal ó estrellada, con protoplasma abundante relleno de grumos cromáticos y con un núcleo voluminoso. Por lo general, se disponen en dos ó tres hileras irregulares de corpúsculos, algo apartados por un plexo intersticial (fig. 768, B).

En los preparados de Golgi, las dendritas se muestran, según se aprecia en la fig. 770, A, abundantes, flexuosas y espinosas, emergen de todos los lados del soma y marchan en diversos sentidos, dividiéndose sucesivamente. Algunas de ellas, las ascendentes, en número variable, se distribuyen en la zona primera.

El axon es robusto y descendente, nace, ya del soma, ya de una dendrita inferior, atraviesa todas las zonas grises subyacentes y se continúa con un tubo de la substancia blanca. Durante su trayecto inicial, así como durante su paso por la extensa capa tercera, emite cuatro, cinco ó más colaterales, horizontales unas, oblícuas y recurrentes otras, algunas de las cuales, á la manera de las colaterales iniciales de los corpúsculos estrellados gigantes de la corteza visual humana, son tan robustos ó más que la continuación descen-

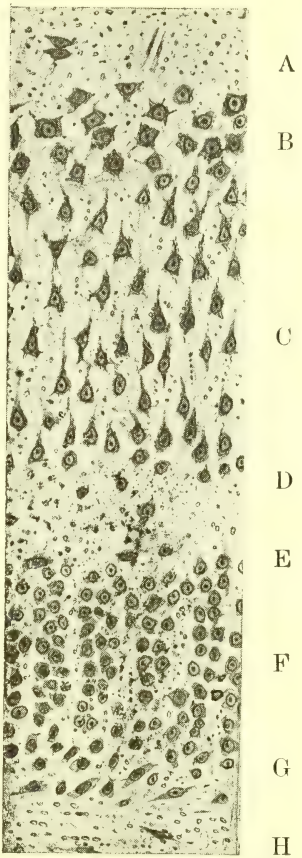


Fig. 768. — Corte longitudinal de la corteza esfenoidal superior del gato de mes y medio.—A, capa plexiforme superficial; B, capa de las células estrelladas grandes; C, capa de las pirámides medianas; D, capa plexiforme profunda; E, células horizontales; F, capa de los granos; G, corpúsculos polimorfos; H, substancia blanca. Método de Nissl. (Menor aumento que en la figura anterior).

dente del tallo. Las colaterales recurrentes se distribuyen, tanto en la zona segunda como en el espesor de la primera, cuyo plexo nervioso complican; las colaterales más inferiores se distribuyen casi exclusivamente en los distintos planos de la capa tercera (fig. 771, B, y 770, A).

Además de las citadas células, contiene la zona segunda alguno que otro corpúsculo piramidal, tal cual elemento de axon corto y ciertas neuronas triangulares de tallo ascendente muy oblícuo, y cuyo axon parece marchar horizontalmente.

Entre los elementos de la zona segunda existe un plexo nervioso sumamente complicado, en cuya formación participan, además de las células autóctonas de axon corto, colaterales y terminales de las fibras tangenciales de la capa primera, y las arborizaciones finales de corpúsculos de axon ascendente, residentes en el estrato tercero (fig. 771, B, *b*).

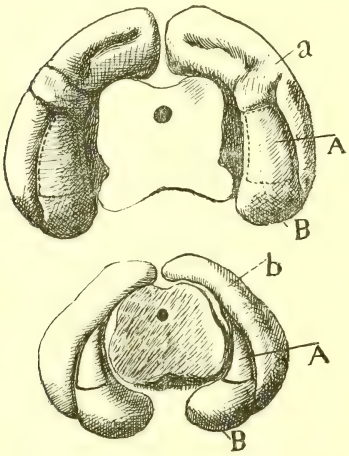


Fig. 769. — Borde posterior de los hemisferios cerebrales del gato y conejo.—A, foco angular; B, foco olfativo esfenoidal; *b*, ganglio de la punta occipital.

3.ª **Zona ó de las pirámides medianas.** — Los cortes teñidos por las anilinas básicas, enseñan que este ancho estrato contiene varios pisos de pirámides de dimensión media, semejantes á la de la corteza cerebral común (figs. 767, C y 768, C). Las células colocadas cerca de la capa segunda suelen ser algo más pequeñas que las residentes en la vecindad de la cuarta; más á menudo, este contraste de tamaño es poco acentuado. Las dendritas descendentes, procedentes de las hileras más inferiores de pirámides, se concentran en la capa cuarta ó plexiforme, engendrando un fieltro tupidísimo, más allá del cual pocas expansiones pasan.

Habitan, además, en la zona tercera diversos corpúsculos de axon corto y de Martinotti.

La zona tercera, así como la segunda y cuarta, muestran en los preparados de Golgi bien impregnados un plexo nervioso de una extraordinaria riqueza, y que ofrece la particularidad de hallarse bruscamente cortado hacia el tercio de la corteza gris, es decir, en la frontera de la capa quinta. La inusitada y excepcional riqueza de este plexo, uno de los más finos, intrincados y ricos, que pueden verse en los centros nerviosos; su correcta limitación en la capa cuarta, y su brusca cesación en las fronteras superior, inferior, interna y externa del foco que estudiamos, constituyen uno de los rasgos característicos de éste, y un medio infalible de

no confundirlo con las esferas corticales limítrofes, todas las cuales, ó no revelan plexo ninguno coloreado (según ocurre casi constantemente en el cerebro del ratón de cuatro ó seis días), ó lo poseen mucho menos rico y

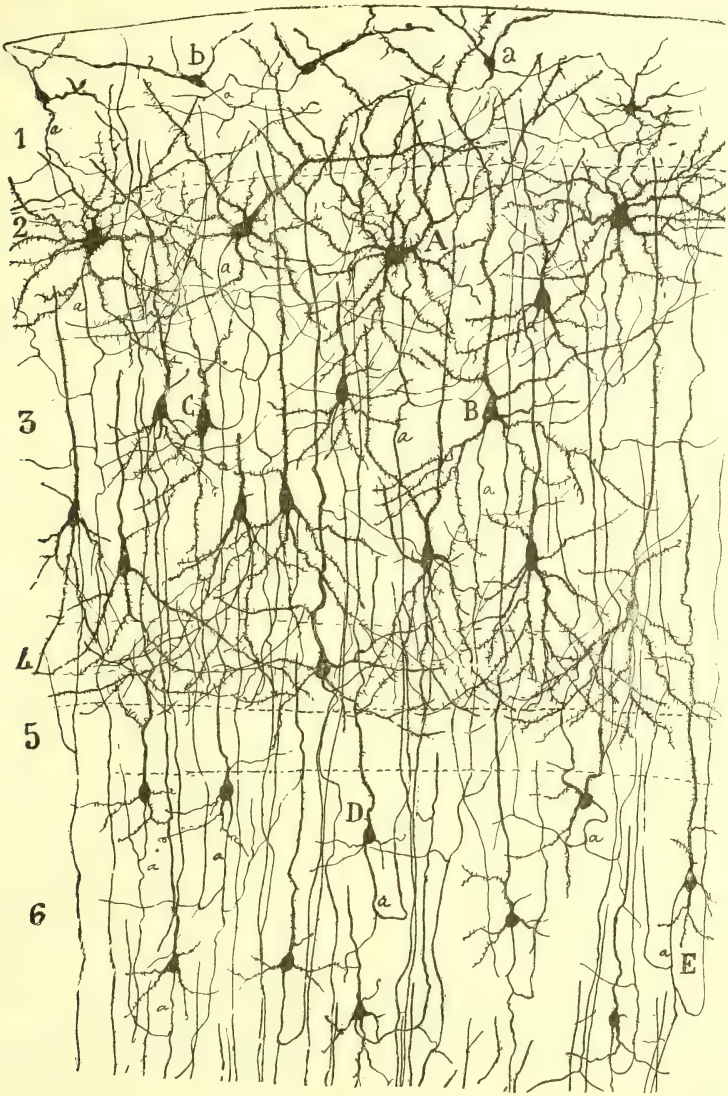


Fig. 770. — Corte horizontal del foco esfenoidal superior del ratón. — 1, capa plexiforme; 2, capa de las células estrelladas grandes; 3, capa de las pirámides medianas; 4, zona plexiforme; 5, capa de las células horizontales; 6, zona de los granos; A, corpúsculo estrellado; B, pirámide; C, célula fusiforme de axon ascendente corto; D, E, granos.

de muy diversas situación y apariencia. Los cortes representados en las figuras 774 y 772, C, dan idea, aunque no cabal, del aspecto, riqueza y situación de este plexo singular.

A componer el citado plexo nervioso, concurren los siguientes factores:

a) Innumerables colaterales nerviosas nacidas de los axones de las ya descritas células estrelladas (capa segunda), así como de las pirámides medianas (capa tercera).

b) Arborizaciones terminales nerviosas procedentes de las células de axon corto de la zona tercera y de corpúsculos de Martinotti.

c) Cantidad prodigiosa de colaterales arciformes recurrentes ó retrógradas de los granos (véase más adelante) fig. 771, *e*).

d) Y sobre todo arborizaciones libres de fibras nerviosas terminales ó colaterales llegadas de la substancia blanca. De ellas trataremos más adelante.

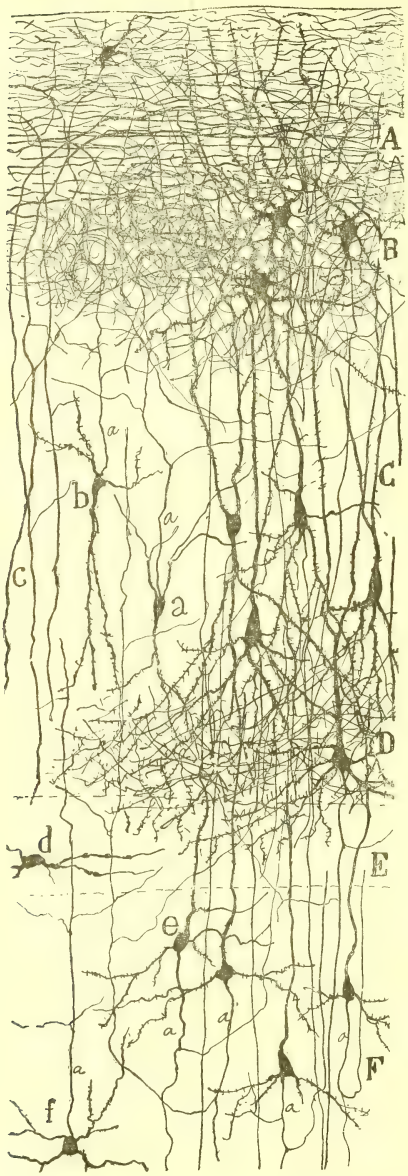


Fig. 771. — Corte transversal del foco esfenoidal superior del conejo de seis días. — A, capa plexiforme; B, capa de células estrelladas; C, pirámides medianas; D, capa plexiforme; E, capa de las células fusiformes horizontales; F, granos.

Zonas 3.ª y 4.ª en el cabo superior del foco.—La forma, dimensiones y abundancia de los elementos de estas capas, varían poco en la mayor parte del ganglio angular; hay, empero, un territorio correspondiente al cabo alto del mismo, que exhibe mutaciones dignas de notarse. Por de pronto, esta región posee mayor número de neuronas que las demás; lo que se debe no sólo al superior espesor de las zonas 3.ª y 4.ª, sino á la disminución del volumen y singular apretamiento de aquéllas. Nótese, además, que las células piramidales afectan aquí frecuentemente figura ovoidea, triangular ó fusiforme; que el tallo radial de las mismas aparece flexuoso y descompuesto en ramas secundarias; que, en el fin, el volumen de los elementos estrellados (capa segunda) se muestra disminuído y adelgazado el diámetro de sus dendritas (fig. 772, *c*, *d*).

Los corpúsculos yacentes en la frontera misma del citado territorio, son los más reducidos de volumen y más metamorfoseados ; su forma resulta casi enteramente estrellada, sin barruntos de tallo radial, y sus dendritas finas, flexuosas y varicosas, y en gran parte dirigidas en sentido vertical, constituyen un plexo tan enmarañado que á duras penas es dable reconocer y perseguir el axon largo descendente (fig. 772, *d*).

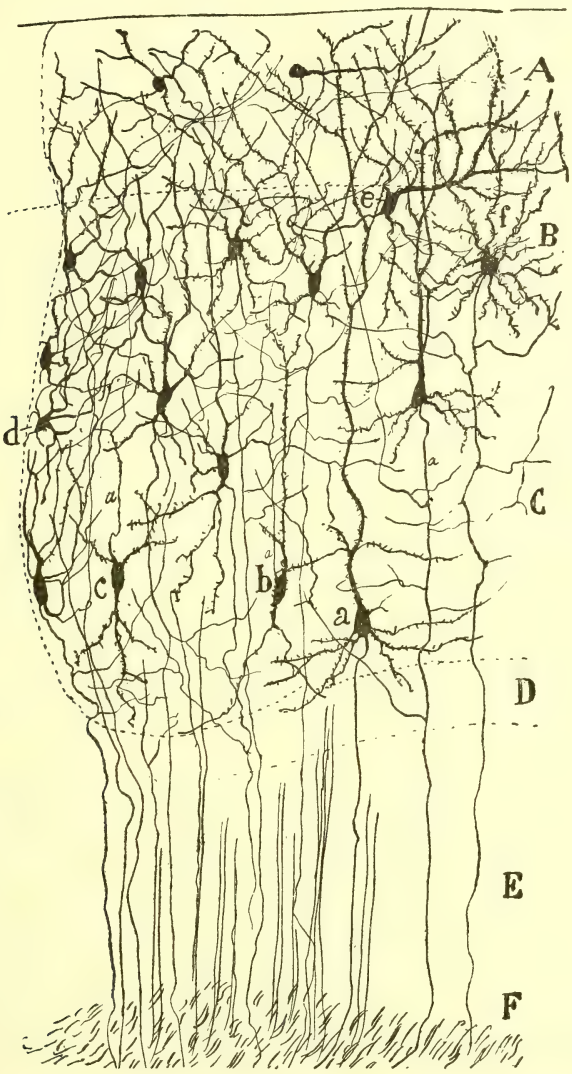


Fig. 772.—Corte sagital lateral del cerebro del ratón de ocho días.— A, capa plexiforme ; B, células estrelladas ; C, capa de las pirámides ; D, capa de los elementos horizontales ; E, zona de los granos ; *a*, pirámide mediana ; *b*, célula de axon ascendente ; *c*, *d*, células del límite superior del foco esfenoidal caudal.

4.ª **Zona ó plexiforme.** — En los preparados de Nissl preséntase, por debajo de la zona 3.ª, una faja plexiforme, pálida, casi exenta de células

nerviosas (figs. 771, D y 767, D), que se extiende por toda la corteza del foco angular. Por excepción se sorprende en ella tal cual pirámide dislocada de la zona precedente, y algún elemento nervioso pequeño, ovoideo ó poligonal. En esta zona forman plexo las dendritas descendentes piramidales.

5.ª **Capa ó de los corpúsculos fusiformes horizontales.**—Los preparados de Nissl revelan, inmediatamente por debajo de la capa plexiforme precedente, un limbo delgado, cuyos elementos, bastante gruesos, escasos y apartados, exhiben un cuerpo de figura ovoidea ó fusiforme, provisto de dendritas orientadas preferentemente en sentido horizontal (figura 767, E). De vez en cuando aparece también, según se advierte en la fig. 768, D, algún corpúsculo piramidal grueso semejante á los residentes en la zona 3.ª

Singularízanse los elementos de esta capa por ser extraordinariamente refractarios al cromato de plata. Sólo tres células de esta especie hemos visto impregnadas en algunos cientos de cortes. Todas tres presentaban : un soma espeso y globuloso, provisto de una ó dos robustas expansiones laterales, horizontalmente orientadas y ramificadas ; y un axon recio que camina flexuoso y en sentido paralelo por debajo de la capa cuarta, y se resuelve, finalmente, en ramificaciones nerviosas destinadas á las zonas limítrofes y de preferencia á la superpuesta.

6.ª **Zona de los granos ó de las pequeñas piramides de axon arciforme.** — El macizo de núcleos pequeños y próximos que esta zona revela en los preparados de Nissl (figs. 768 y 767, F), aparece resuelto en los de Golgi en una infinidad de pequeñas pirámides, enteramente semejantes á las descritas por nosotros en las zonas 6.ª y 8.ª de la corteza visual (1) humana ó en la capa quinta (zona de los granos) de la corteza motriz.

Según se aprecia en la fig. 770, D, E, tales células poseen un axon fino que, descendiendo primero cierto trecho, traza un arco de concavidad externa y se remonta después para arborizarse y acabar en las capas superiores. De la convexidad del arco inicial nacen una ó varias ramas ramificadas en los planos inferiores de la zona que estudiamos. A veces nos ha parecido que una de estas ramas descendentes se prolonga hasta la substancia blanca, representando, por consiguiente, atendiendo á su dirección, la continuación del axon, y mirando á su espesor, una larga colateral. Tampoco es raro notar, conforme ocurre en la corteza visual humana, que el axon genera, no sólo un arco, sino dos ó tres por resolución del mismo en otras tantas ramas recurrentes (fig. 770, E).

7.ª **Capa de las células polimorfas y fusiformes.**—Escasas en número y sin constituir estrato continuo bien demarcado, preséntanse por de-

(1) *S. R. Cajal :* Estructura de la corteza visual humana. *Rev. trim. micrográfica*, tomo IV, 1890.

bajo de los granos, entre los haces radiales de axones y aun en plena substancia blanca, algunas células poligonales, fusiformes ó triangulares gruesas, la mayor parte de las cuales, conforme se advierte en la figura 773, *c*, *d*, pertenecen á la categoría de las provistas de axon ascendente ramificado en el espesor de las capas precedentes.

Substancia blanca. — *a) Fibras centrífugas.* — La fibras nacidas de las pirámides, de las células estrelladas grandes y de algunos granos, descienden reunidas en manojitos á través de las zonas inferiores, y, llegados á la substancia blanca, se doblan, para formar las siguientes co-

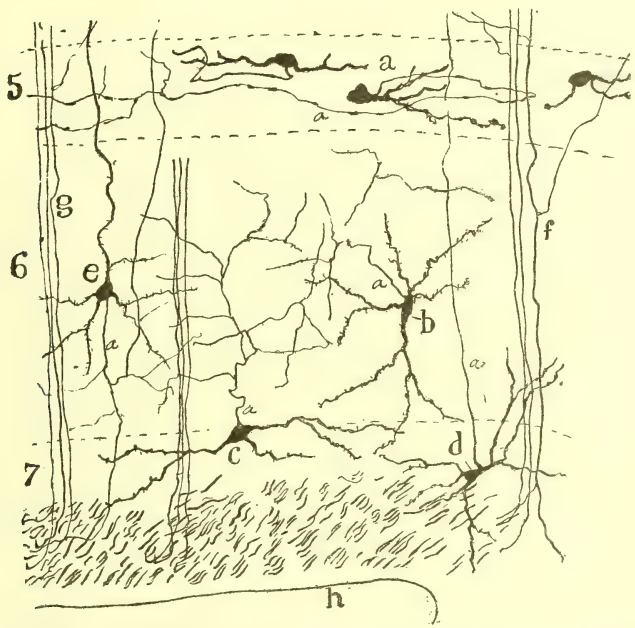


Fig. 773.—Capas inferiores de la corteza esfenoidal del ratón.—5, células horizontales; 6, capa de los granos; 7, capa de células polimorfas; *b*, elementos de axon corto; *c*, *d*, elementos de axon ascendente; *e*, grano; *f*, *g*, haces de axones que cruzan la zona de los granos ; *h*, ventrículo.

rrientes : 1.ª El *cordón esfeno-amónico cruzado* ó psalterio dorsal ; 2.ª, la *vía esfeno-amónica homolateral ó perforante* destinada al asta de Ammon ; 3.ª, el *manojo ó vía esfeno-alvear.*

b) Fibras centrípetas.—Al tratar del plexo nervioso de las zonas 3.ª y 4.ª, hemos contado, como participantes del mismo, las fibras centrípetas llegadas de la substancia blanca.

En la fig. 774, *a*, *b*, reproducimos tales tubos tal como se muestran en los cortes sagitales del cerebro del ratón de ocho días. Nótese que son, por lo común, axones espesos, los cuales ganan oblícuamente la zona 4.ª, en la cual, ó antes de abordarla, se bifurcan, y mediante dicotomías sucesivas engendran en todo el espesor de las capas cuarta, tercera y se-

gunda, un plexo de ramos flexuosos y varicosos y de marcha sumamente intrincada y laberíntica. Algunas fibras, antes de asaltar la capa cuarta, caminan horizontalmente cierto trecho emitiendo colaterales ascendentes. Los granos no parecen recibir ninguna ramificación de tales conductores.

Significación del foco esfenoidal superior. — Todos nuestros esfuerzos para probar la llegada (método de Marchi y Weigert) á este foco de fibras continuadas con la raíz externa, han resultado fallidos; no obstan-

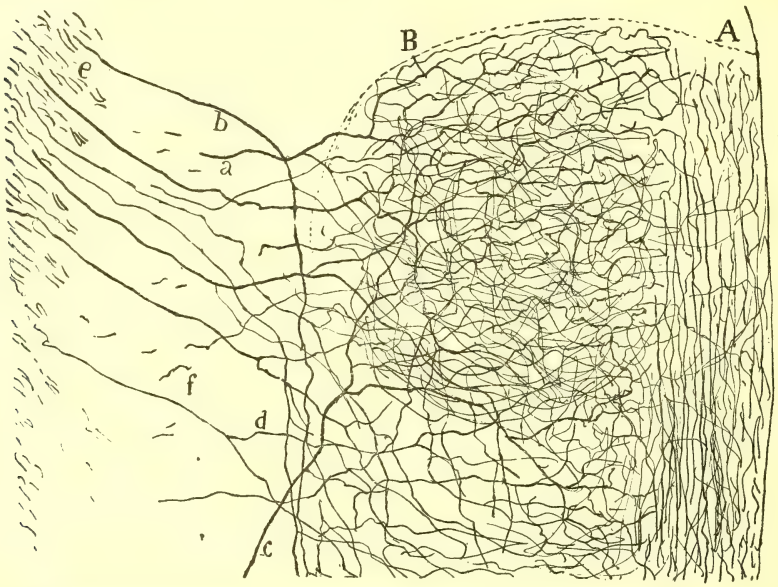


Fig. 774.—Sección del extremo superior del foco caudal ó esfenoidal superior. —A, zona plexiforme ; B, plexo de fibras nerviosas centrípetas.

te lo cual, hay indicios que permiten considerar la corteza que nos ocupa como una estación olfativa secundaria ó asociativa, es decir, unida, mediante fibras asociativas, con la corteza esfenoidal inferior.

En pro de esta hipótesis hablan : el sentir de los fisiólogos, y singularmente de Munk (1), quien reputa todo el lóbulo piriforme como un centro odorífero; la continuidad inferior del centro que nos ocupa con la región olfativa esfenoidal, y en fin, según veremos más adelante, sus importantes conexiones con el asta de Ammon.

(1) Consultado por nosotros el ilustre profesor Munk acerca de cuál pudiera ser la significación de esta región cortical de textura tan particularísima, ha tenido la atención de contestarnos que, en su sentir, este paraje, así como todo el lóbulo piriforme, representan una esfera olfativa.

CAPÍTULO XLIII

VÍAS NACIDAS DE LA CORTEZA ESFENOIDAL

Comisura anterior. — Vía de proyección de la corteza esfenoidal ó estría córnea. — Vía asociativa interesfenoidal. Foco olfativo superior.

La corteza esfenoidal inferior posee tres vías centrífugas: 1.ª *Una vía comisural*, mediante la cual entra en comunicación con la corteza homónima del lado opuesto. 2.ª *Una vía de proyección* que, después de cruzar el cuerpo estriado y descender con el sistema piramidal, se termina en los focos motores del bulbo y médula espinal. 3.ª *Una vía autóctona de asociación*, que junta principalmente las porciones anteriores con las posteriores de la corteza esfenoidal. De las vías nacidas en el presubículo, trataremos al hablar de las fibras aferentes del asta de Ammon.

Comisura anterior.—Es creencia general desde los importantes trabajos de Ganser (1) y Gudden confirmados por Edinger, Kölliker, Elliot, Schmith, Lowenthal, Probst y otros, que esta comisura representa un sistema de unión de las partes simétricas de la corteza del Rinencéfalo, es decir, del bulbo olfatorio, del lóbulo piriforme, de la amígdala y la región subradicular de la cara inferior del lóbulo frontal. La antigua opinión de Meynert, que consideraba dicha vía como un sistema mixto de fibras comisurales y de fibras cruzadas, mediante las cuales se juntaría un bulbo olfativo con el contrapuesto hemisferio, está hoy justamente abandonada.

Las pruebas del carácter de vía interolfativa de la comisura anterior son numerosas y harto conocidas para que nosotros necesitemos insistir aquí. Una de ellas es la degeneración simétrica de la citada comisura cuando se extirpan los focos nerviosos de que proviene. Nosotros, á ejemplo de Lowental y Probst, hemos seccionado en el conejo y cavia el bulbo olfatorio, y hemos sorprendido constantemente una degeneración de la mitad anterior de la comisura, es decir, de la porción bulbar de la misma, la cual se prolonga por el lado sano hasta la zona de los granos del bulbo olfatorio. Cuando el lóbulo piriforme es el lesionado, la degeneración se limita á la porción posterior ó esfenoidal de la comisura. Pero la prueba decisiva del carácter comisural olfativo de la vía que nos ocupa, nos la da la observación anatómica directa de los cortes verticales y horizontales del cerebro de los pequeños mamíferos, previa coloración por

(1) *Ganser*: Vergleichend-anatomische Studien über das Gehirn des Maulwurfs. *Morphologisches Jahrbuch*. Bd. 7, 1882. Véase también del mismo autor: Ueber die vordere Hirnkommissur der Säugethiere. *Arch. f. Psych.* Bd. IX.

el procedimiento de Weigert, y aún mejor, como hemos hecho nosotros, por el de Golgi. Estos cortes seriados enseñan, además, sin ningún género de duda, que la comisura anterior, conforme demostró Ganser y han confirmado Edinger, Obersteiner, Kölliker y otros, consta de dos cordones: uno anterior de figura de herradura, cuyos brazos marchan hacia adelan-

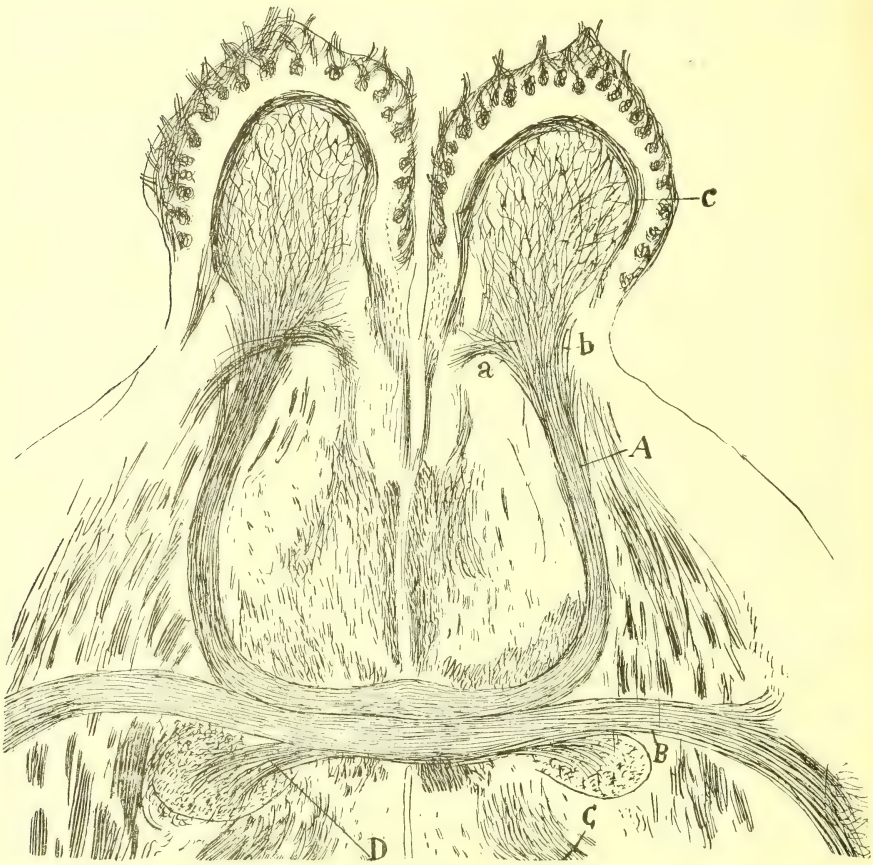


Fig. 775.—Corte horizontal del encéfalo del ratón recién nacido. Comisura anterior y bulbos olfatorios.—A, porción anterior de la comisura; B, porción posterior ó esfenoidal; C, pilares anteriores del trígono; D, haz incorporado á la vía de proyección de la corteza esfenoidal; *a*, manojo terminal superior de la comisura; *b*, manojo principal ó externo; *c*, plexo de fibras comisurales en la zona plexiforme interna.

te, ingresando en los bulbos olfatorios, y otro posterior cuyas astas dirigidas hacia atrás se pierden en el espesor del lóbulo piriforme y corteza esfenoidal vecina.

Porción anterior ó bulbar de la comisura.—Según se aprecia en la figura 775, A, las fibras de la *porción anterior ó interbulbar* son finas, aunque no tanto como las de la posterior, marchan en compacto haz trans-

versal al nivel de la línea media, sin ramificarse ni desviarse, y una vez llegadas á la proximidad del cuerpo estriado, no lejos de la *gran vía olfativa de proyección*, se incurvan para tornarse dorso-ventrales y abordar el lóbulo frontal. Al nivel de la cabeza del cuerpo estriado, el haz diverge en abanico, condensándose en tres radiaciones principales: la *externa* ó gruesa destinada á la mitad lateral é inferior del bulbo y pedículo de éste; la *intermedia* distribuída por el sector interno bulbar, y la *interna* que

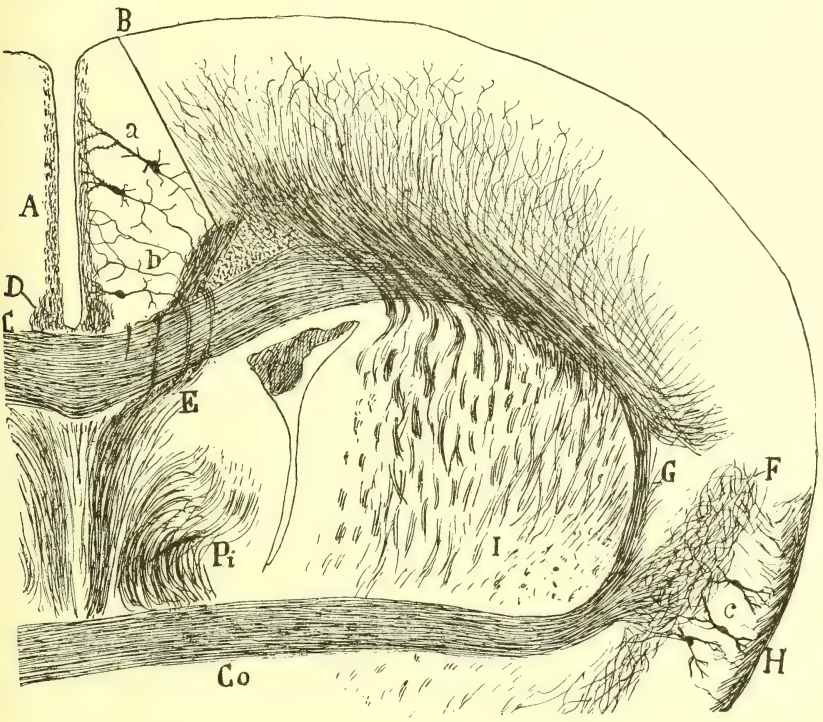


Fig. 776. — Corte frontal del cerebro del ratón de cuatro días.—Corteza interhemisférica; B, cíngulo; C, cuerpo calloso; D, estría interna; E, *fornix longus;* F, plexo de colaterales de la corteza interhemisférica; G, prolongación ascendente de la comisura anterior; H, fibras de la raíz externa olfativa; Co, comisura anterior; Pi, pilar anterior del trígono.

marcha directamente hacia adentro, trazando un arco de concavidad posterior y perdiéndose en la región bulbar superior, así como en la substancia gris cortical del plano superior del pedículo olfatorio.

En suma, pues, según llevamos dicho al tratar del bulbo olfativo; la porción anterior ó bulbar de la comisura consta de neuronas olfativas de segundo orden, es decir, de axones directos nacidos en las células empenachadas de un lado, los cuales se ramifican sobre los granos del opuesto; y como éstos propagan el impulso contralateral recibido de dichas fibras á las células mitrales y empenachadas, resulta, por tanto, que cada

excitación olfativa recogida por el bulbo de un lado, se bifurca en dos corrientes: una *directa* que fluirá por la raíz externa homolateral, desaguando en la corteza límbica de su lado, y otra *indirecta* que derivando por la comisura anterior y propagándose á las células mitrales y empenachadas contralaterales, se transmitirá á su vez, después de este rodeo, á la corteza esfenoidal opuesta. De este modo, el estímulo monolateral transfórmase en bilateral, y la impresión recolectada en un grupo de células bipolares olfativas provocará la actividad solidaria de casi toda la esfera olfativa central.

Porción esfenoidal.—Este cordón de la comisura es también perceptible en la fig. 775, B, donde se le ve cerca del plano medio, estrechamente aplicado á la porción bulbar, situándose entre ésta y los pilares del trígono, que aparecen cortados de través. Pero un examen fructífero de tal vía exige la comparación de los cortes transversales ó frontales con los horizontales. En éstos, apréciase que en cuanto aborda la corteza del lóbulo piriforme, se descompone en una infinidad de fibras que irradian en abanico, penetrando en las zonas hondas de la substancia gris, donde engendran un plexo apretado. Un largo haz, situado entre el cuerpo estriado y la substancia gris esfenoidal, dirigido hacia atrás, provee de fibras comisurales á las regiones más posteriores de dicho lóbulo. En el corte frontal reproducido en la fig. 776, G, se nos presenta una nueva radiación de la comisura. No se observa aquí el grueso haz dirigido hacia atrás, pero en cambio, se sorprende un robusto fascículo ascendente arqueado, que provee de fibras á la región superior de la corteza olfativa, y probablemente también á la región acústica del lóbulo esfenoidal.

Además de este cordón ascendente, repárese también en la fig. 776, F, que el grueso de las fibras de la porción esfenoidal de la comisura, penetra irradiando en la corteza situada en su frente, y se distribuye en las zonas tercera, cuarta y quinta.

¿Cómo comienzan y terminan las fibras fronto-esfenoidales de la comisura anterior? He aquí un tema sobre el cual ningún autor ha podido formular una opinión algo precisa. Kölliker confiesa ignorar la especie de relaciones que se establecen entre dichas fibras y las células del lóbulo piriforme, y nosotros, después de porfiados intentos para resolver en los pequeños mamíferos (ratón y rata) este problema, apenas si hemos conseguido avanzar algo más que el histólogo de Würzburgo.

Como se aprecia en la fig. 776, *c*, las comisurales posteriores son centrípetas y centrífugas, es decir, que las unas comienzan y las otras se terminan en el lóbulo piriforme de cada lado. Las fibras terminales ganan, trazando flexuosidades, la zona de substancia blanca, y llegadas que son al espesor de la de corpúsculos polimorfos y de las células piramidales (tercera capa) que en el ratón recién nacido están mal desarrolladas, se ramifican prolijamente y engendran un plexo terminal tupidísimo. Preci-

samente este plexo, que reproducimos algo simplificado en la fig. 776, F, es el mayor obstáculo para la determinación de los orígenes de los axones, porque casi siempre que éstos aparecen teñidos, se impregna aquél de un modo completo, impidiendo con la abundancia de sus fibras y complicadísimo trayecto de éstas, que sean perseguidos provechosamente los cilindros-ejes nacidos en la región. Sin embargo, en algunos pocos casos hemos creído ver que las fibras comisurales no son otra cosa que colaterales nerviosas largas inferiores nacidas del axon de células del lóbulo

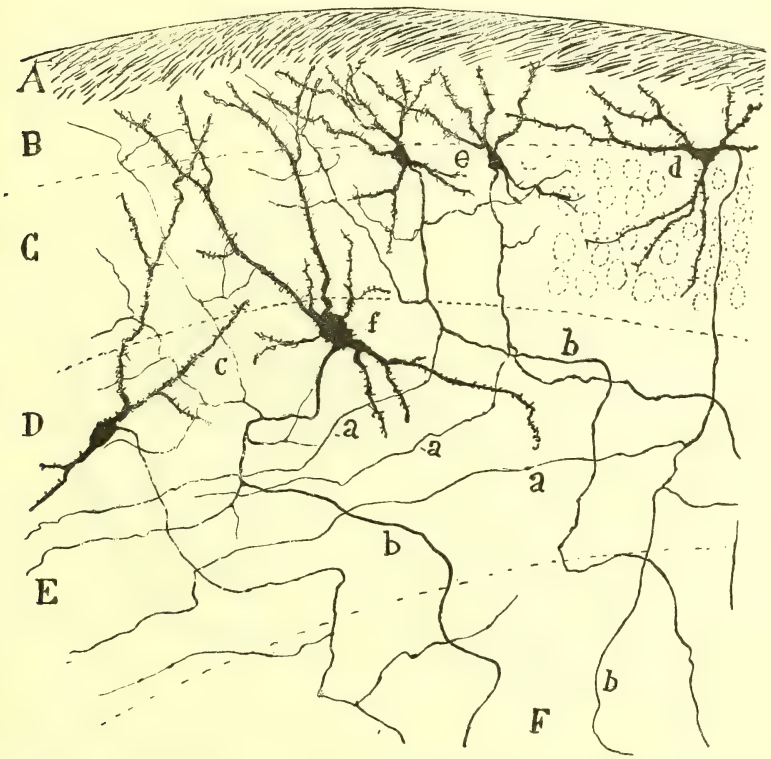


Fig. 777. — Trozo de un corte frontal de la corteza frontal olfativa (ratón de pocos días). — A, fibras olfativas ; B, zona plexiforme ; C, células polimorfas grandes; D, capa de los corpúsculos piramidales y fusiformes ; E, substancia blanca.

piriforme. En la fig. 777, *d*, *e*, *f*, reproducimos varios elementos cuyo axon marchaba hacia atrás, ingresando en la corona radiante, mientras que una colateral se dirigía arriba hacia el plano de entrada de la comisura anterior. Al estudiar la corteza esfenoidal del hombre y del gato, hemos hecho notar también que muchos de los axones nacidos en esta región, emitían al nivel de la substancia blanca una ó dos largas colaterales finas que pudieran muy bien ingresar en la comisura anterior : semejante disposición es asimismo comunísima en el ratón, donde se ob-

serva en casi todas las células, inclusas las polimorfas superficiales. Por todo lo cual nos inclinamos á pensar que las fibras comisurales de la porción esfenoidal representan en su mayoría colaterales largas de las células del lóbulo piriforme, y muy especialmente de la región frontal del mismo. No pretendemos excluir con esto la colaboración de axones directos de células de mediano volumen.

Además de las conexiones descritas, el brazo posterior de la comisura recibe, según veremos luego, un importante manojo de la vía de proyección ó centrífuga del lóbulo esfenoidal.

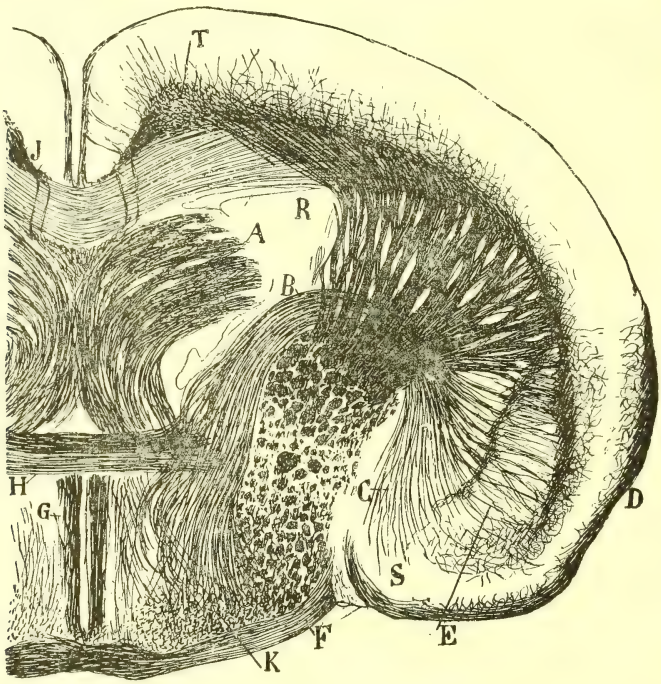


Fig. 778.—Corte frontal del cerebro del ratón de cuatro días. (La sección es tan espesa, que equivale á tres cortes ordinarios). — A, pilares del trígono ; B, vía olfativa de proyección ; C, origen de esta vía en la corteza esfenoidal ; D, corteza olfativa esfenoidal ; E, núcleo lenticular del cuerpo estriado ; F, cinta óptica ; G, radiación media del tabique ; H, comisura anterior ; J, cíngulo ; K, vía olfativa de proyección ; R, núcleo caudal del cuerpo estriado ; T, haz arqueado ó longitudinal superior del cerebro.

Vía motriz ó de proyeccion de la corteza esfenoidal. — Según dejamos consignado, de toda la corteza esfenoidal proceden fibras nerviosas destinadas á la corona radiante, las cuales, concentrándose primeramente cerca del ventrículo y marchando hacia adelante, ganan el núcleo lenticular é ingresan en el pedúnculo cerebral. Este sistema no es otra cosa que la *estría córnea* ó *thenia semicircularis* del cerebro humano, cordón de substancia blanca que corre superficialmente entre el tálamo óptico y

cuerpo estriado en el suelo del ventrículo lateral. La persecución total de esta importante vía en los mamíferos girencéfalos, es sumamente difícil por lo largo y curvilíneo de su trayecto; en cambio, en el cavia y, sobre todo, en el ratón, es empresa cómoda el recorrer toda su complicada curva y sorprender su ingreso en el pedúnculo (fig. 779, A).

En la fig. 778, B, reproducimos un corte frontal del cerebro del ratón de pocos días, donde aparece todo el curso de la citada vía. En realidad, es imposible ver en una sola sección fina la totalidad del manojo olfativo de proyección; pero la cosa es factible en un corte frontal muy espeso y transparente, que sea un poco oblícuo de delante á atrás. Nótese que este cordón procede tanto de la corteza esfenoidal externa y media, es decir, de la subyacente á la expansión de la raíz externa olfativa, como de la región interna ó núcleo amigdalino. De todos estos parajes las fibras parten hacia arriba y adelante, cruzando, dispuestas en finos manojos, los núcleos grises del foco lenticular del cuerpo estriado, para converger finalmente en un compacto y robusto cordón, que se coloca por encima de los recios haces de la vía motriz (fig. 778, B). Una vez en este punto, marcha hacia adentro, describiendo un arco de concavidad inferior y colocándose por debajo del epitelio del ventrículo; pasa después por dentro de los haces del pedúnculo cerebral, y por fuera del tabique transparente, ocupado á este nivel por el codo del fornix; cruza á seguida por detrás la porción esfenoidal de la comisura, á la cual envía, según hemos mencionado ya, un manojo de hebras finas, y finalmente, llega, abriendo sus hacecillos en abanico, á la substancia blanca suprakiasmática, para tornarse antero-posterior y sumarse á la gran formación peduncular, dentro de la cual ocupará el área más interna é inferior. Algunos de sus manojos descendentes más internos, se apartan del cordón principal y se mezclan á la vía descendente del tabique, que desemboca precisamente en la misma área del pedúnculo cerebral destinada al cordón olfativo de proyección.

En este larguísimo trayecto, la citada vía olfativa no da colaterales; si las hay, no las posee aún el ratón de ocho días. En cambio, hemos visto dentro del núcleo lenticular fibras bifurcadas llegadas de la porción inferior de esta vía, las cuales daban señales de ramificarse y terminar en la corteza olfativa, y que acaso representen la terminación del manojo comisural de la *thenia*. En su porción terminal ó descendente, es decir, durante su trayecto por la región suprakiasmática, los hacecillos de este sistema de proyección hállanse separados por numerosas células nerviosas, fusiformes, triangulares ú ovoideas, provistas de dendritas divergentes, y cuyo axon nos ha parecido descender, incorporándose al pedúnculo y haciéndose antero-posterior. Estas células, que son más numerosas á medida que descienden con la *thenia*, constituyen en realidad en la región hipotalámica más ventral, por debajo y detrás de la comisura anterior,

un foco prolongado que podría llamarse *núcleo intersticial de la vía proyectiva esfenoidal.* En él nos ha parecido que se bifurcan y emiten colaterales los tubos de la tenia; pero la rareza de las buenas impregnaciones no nos ha permitido determinar las relaciones precisas entre ésta y dicho foco, el cual bien podría representar un ganglio motor del hipotálamo.

De la estría semicircular brotan dos corrientes de fibras: una transversal muy importante, destinada á la comisura anterior, y bien descrita por Kölliker (fig. 775, D); otra anterior y descendente, que parece agotarse en el tabique transparente. De ella hablaremos más adelante.

Sobre el origen y terminación de la *thenia* se han emitido muchos pareceres.

Kölliker (1), que ha consagrado mucha atención á este punto y ha estudiado dicha vía en preparados de Weigert del conejo, se inclina á admitir qne tiene su principal origen en la corteza de la punta del cuerno inferior ventricular, en el foco amigdalino y el lenticular del cuerpo estriado, y su terminación por delante del quiasma óptico, en un foco gris que identifica con el ganglio basal de Ganser.

Parecido dictamen había emitido Honegger (2), que supuso también la existencia de conexiones entre dicha vía y el antemuro, el pilar anterior del trígono y el tálamo óptico. En sentir de Déjerine (3), la *thenia* representa una vía olfativa de tercer orden, en la cual figuran fibras brotadas de la amígdala y terminadas en el área olfativa, y conductores que nacen en el espacio perforado anterior y septo lúcido, y cuyas arborizaciones terminales se hallarían en la amígdala.

En la fig. 779, A, reproducimos nosotros la marcha de las fibras de la mencionada vía en el foco lenticular y núcleo amigdalino del ratón de quince días. Nótese que la inmensa mayoría de las fibras no corre subventricular, como Kölliker figura, sino que pasa á través del núcleo lenticular, para dirigirse hacia afuera y asaltar el plexo profundo complicadísimo de la corteza esfenoidal olfativa, plexo al cual van á parar, trazando muchas flexuosidades, los axones de los elementos de esta región cortical. El núcleo amigdalino recibe positivamente fibras, pero hasta ahora no nos ha sido posible sorprender el paso de ellas hasta los axones de los corpúsculos de este foco (fig. 779, C).

En suma, y sin dar el problema como definitivamente resuelto en todos sus puntos, creemos poder afirmar que la *stria semicircularis* representa una vía mixta comisural y proyectiva de la corteza olfativa esfenoidal. La inmensa mayoría de sus fibras nacería de las células de esta corteza, y una pequeña porción de las mismas se originaría quizás (acaso se termina) en la porción cortical del núcleo amigdalino.

En cuanto á su terminación, el grueso de las fibras ingresaría en el pedúnculo cerebral, sin perjuicio de contraer relaciones con el *núcleo intersticial* antes citado; mientras que algunos contingentes se terminarían, des-

(1) *Kölliker*: Lehrbuch der Gewebelehre. Bd. II, p. 715.
(2) *Honegger:* Vergleichend-anat-Unters, uber den Fornix, etc. Geneve, 1886.
(3) *Déjerine*: Anat. des centres nerveux, vol. II, 1901.
— Véase también: *Compt. rendus.* Societé de Biol., 1897.

pués de incorporarse á la comisura anterior, en la corteza esfenoidal olfativa del lado opuesto y en los ganglios del *septum lucidum*.

Por lo demás, el núcleo amigdalino nos parece ser, como Kölliker afirma, un anejo del cuerpo estriado y no un centro olfativo. En él no penetran fibras olfativas directas, puesto que las de la raíz externa se detienen, según se advierte en la fig. 779, *a*, en el pico inferior de la corteza esfenoidal.

Vía asociativa sagital de la corteza esfenoidal. — Cuando se examinan cortes sagitales del lóbulo piriforme del ratón adviértese que, además de las vías ya citadas de substancia blanca, existen muchas fibras intra-

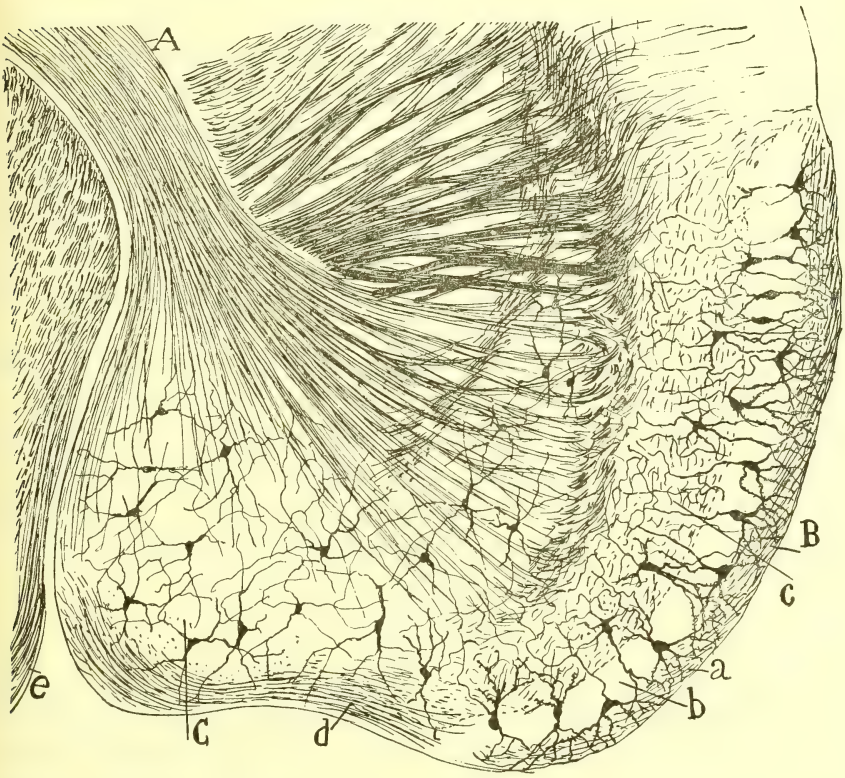


Fig. 779. — Corte frontal de la corteza esfenoidal del ratón de quince días.— A, vía de proyección de la corteza esfenoidal; B, corteza olfativa; C, núcleo amigdalino; *a*, capa de las fibras olfativas; *b*, zona de las células polimorfas grandes; *c*, plexo de las capas profundas; *d*, haz tangencial de la amígdala; *e*, cinta óptica.

grises que marchan sagitalmente uniendo quizás las regiones anteriores con las postero-superiores de este lóbulo. Particularmente abundantes son las destinadas á enlazar el *ganglio esfenoidal superior* ó caudal con la *región olfativa ó inferior* del lóbulo piriforme. Semejante corriente podría ser muy bien el camino de las excitaciones olfativas para dicho gan-

glio superior, foco íntimamente asociado, según veremos más adelante, con el asta de Ammon y fascia dentada (1).

Las fibras de esta vía asociativa sagital nos han parecido representar, en su mayoría, ramas de bifurcación de axones de proyección de células de la zona de los corpúsculos polimorfos superficiales y subyacentes. Algunos semejan, sin embargo, por su notable espesor, axones directos de células autóctonas.

RAÍZ OLFATIVA SUPERIOR Y SU FOCO TERMINAL

Cuando se examinan cortes axiales ó centrales del bulbo olfatorio, coloreados por el cromato argéntico, se reconoce que el plano superior del pedículo bulbar, en aquella región situada entre el cabo frontal del cerebro y el lóbulo accesorio, contiene también una capa superficial de fibras nerviosas continuadas con células mitrales. Algunas de ellas emanan probablemente del lóbulo accesorio, pero la mayoría proviene de toda la corteza bulbar interna y superior, desde donde marchan, reunidas en hacecillos, hacia atrás y afuera, para converger, finalmente, en la raíz olfativa externa. Por virtud de esta dislocación y convergencia hacia atrás y afuera, dicha capa de fibras superiores es tanto más pobre en elementos, cuanto más nos acercamos al plano medio.

El referido plano superior de fibras mitrales puede llamarse *raíz olfatoria superior*, pues de ella parten colaterales para un foco gris subyacente arciforme, que reproducimos en la figura 780, 1. Pero hagamos notar que dicha raíz no se termina en este foco, sino que se prolonga hasta el lóbulo piriforme, por lo cual el núcleo olfativo que nos ocupa debe considerarse de la misma naturaleza que la corteza gris subyacente á la porción bulbar y frontal de la raíz externa ; esto es, como una estación subalterna donde se terminan colaterales olfativas.

Las zonas de este núcleo pedicular superior son las mismas que las del subyacente á la raíz externa. En él existen : 1.° Una *zona plexiforme* espesa, continuada hacia atrás con la plexiforme del pliegue bulbo-frontal; 2.°, la *zona de los corpúsculos polimorfos* ó capa segunda, que encierra elementos ovoideos estrellados ó fusiformes, exentos de tallo radial y provistos de dos ó más dendritas ascendentes, ramificadas en la capa plexiforme, de algunas dendritas horizontales y descendentes, y de un axon fino que baja á la substancia blanca, donde acaba por hacerse anteroposterior; 3.°, debajo de esta zona hállase otra de células más voluminosas, de morfología muy variada, que podría llamarse *capa de las células piramidales medianas y grandes*, aunque en realidad la figura piramidal es poco frecuente, abundando más los elementos fusiformes y estrellados;

(1) Véase para más detalles, *S. R. Cajal.* La corteza olfativa, *Trab. del Lab. de Inv. biol.*, tomo I, 1902.

4.°, por último, la capa de las *células polimorfas profundas* aloja elementos de varias formas, con robustas dendritas descendentes y tallo ó ramas radiales muy flexuosas. Algunas de estas células yacen en plena substancia blanca, á la cual envían la prolongación funcional.

La substancia blanca del foco pedicular superior es espesa y forma una zona de sección antero-posterior arciforme, que se prolonga, como se nota en la figura 780, D, con la del pliegue frontal de la corteza cerebral. Casi todas estas fibras aparecen cortadas de través en las secciones sagitales (fig. 780, D). En realidad, la mayoría de tales conductores toma al principio una dirección hacia afuera, para oblicuarse después é ingresar

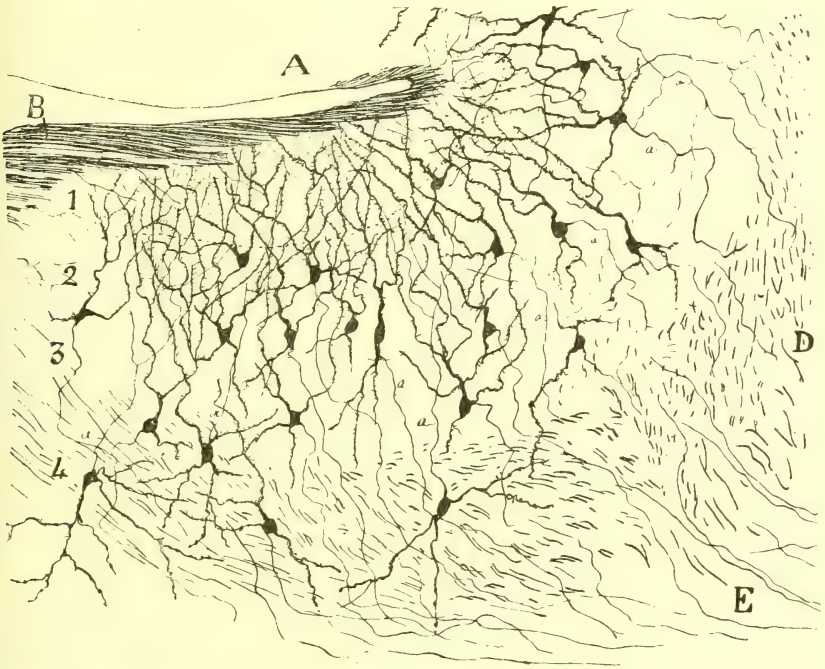


Fig. 780.—Corte sagital del núcleo olfativo superior del lóbulo olfatorio (ratón).—A, punta del lóbulo frontal; B, raíz superior; D, plano de substancia blanca; E, axones de proyección; 1, 2, 3, 4, capas del núcleo olfativo superior.

en la gran vía olfativa de proyección, la cual cruza, ya por debajo, ya por fuera, ya á través de la cabeza del cuerpo estriado (*lóbulo olfativo* de algunos autores) y acaba por juntar sus contingentes á la vía de proyección de la corteza olfativa frontal.

TUBÉRCULO OLFATIVO

Entre los centros que pasan por olfativos, cuéntase una región grisácea del lóbulo frontal, llamada espacio *perforado anterior* en el hombre, *tubérculo olfativo* en los animales. Este territorio, que en los roedores

constituye una eminencia ovoidea bastante saliente, confina hacia atrás con la cinta óptica, hacia adelante con la base del pedículo bulbar, por fuera con la raíz olfativa externa, y por dentro con el nervio óptico.

La estructura del tubérculo olfativo, sumariamente estudiada por Ganser, ha sido notablemente esclarecida por C. Calleja, quien describe tres capas: 1.ª, molecular; 2.ª, de las pequeñas y medianas pirámides; y 3.ª, capa plexiforme ó de los corpúsculos polimorfos.

Nuestras observaciones, en gran parte confirmatorias de las de Calleja, han sido efectuadas en preparados de Nissl y de Golgi, y recaído en el perro, gato, conejo, ratón y también en el hombre.

Una primera exploración del espacio perforado del hombre con el método de Nissl, nos da tan gran variedad de aspectos, que es imposible hacer entrar toda la región cortical de este foco en una fórmula estructural común. Los aspectos varían en cada región de un corte á otro y cambian en todos sentidos, pero especialmente de dentro á afuera. Así que juzgamos conveniente distinguir en dicho centro tres áreas: *externa*, *media*, é *interna* ó fisural.

La *región externa*, situada cerca de la raíz externa, permite diferenciar cuatro capas: 1.ª *Plexiforme*. Es espesa, está cruzada por gruesos vasos, y en su mitad profunda moran, desigualmente repartidas, ciertas células gigantes, triangulares ó poligonales, con dendritas divergentes. 2.ª *Capa de las pequeñas y medianas pirámides*. Comprende un área bastante extensa, donde las células se disponen con gran irregularidad, y á menudo en pléyades ó acúmulos. Hay pléyades grandes y pequeñas, y no es raro ver estos conglomerados de pirámides ordenados en dos series paralelas. Entre los acúmulos existe un plexo en donde destacan algunos corpúsculos fusiformes, triangulares ó poligonales, de talla considerable é irregularmente diseminados y orientados. 3.ª *Capa de los corpúsculos fusiformes y triangulares*. Invadida ya por gran cantidad de haces de substancia blanca, figuran en esta zona, separados por grandes intervalos, ciertos islotes de células gigantes estrelladas, triangulares ó fusiformes. Tales elementos se asemejan mucho por su figura y textura á las células motrices, poseyendo, como ellos, un protoplasma abundante y rico en grumos cromáticos y bastante cantidad de pigmento amarillento.

La *región intermedia* posee las mismas capas, pero se distingue perfectamente de la anterior por dos rasgos: 1.°, porque los acúmulos de pequeñas pirámides hállanse más superficialmente colocados, llegando algunos hasta la *pía mater* y desapareciendo ó adelgazándose mucho por encima de ellos la zona plexiforme; y 2.°, por la ausencia de acúmulos profundos de células gigantes.

La *región interna* se acerca al ángulo fisural ó de la hendidura interhemisférica de la corteza que estudiamos, y se reconoce fácilmente por carecer de estratificaciones manifiestas. Puédese, empero, distinguir algo

artificialmente, dos zonas : la *plexiforme*, notable por exhibir esparcidas con irregularidad y desorientadas células gigantes de figura ovoidea, poligonal ó triangular; y la de los *corpúsculos irregulares*, de aspecto plexiforme, y sembrada sin orden de elementos de estatura media, de forma variadísima, por lo regular estrellada ó en huso; de cuando en cuando, se sorprende algún islote alargado en sentido paralelo á la superficie y compuesto de elementos de talla mediana ó pequeña.

Disposición parecida, aunque mucho menos complicada, se presenta en los mamíferos. En la figura 781, reproducimos un corte sagital del tubérculo olfativo del gato de dos meses. Repárense de delante á atrás, tres territorios : uno anterior extenso, situado detrás del mango ó pedículo bulbar, y en el cual aparecen tres capas, esto es, la plexiforme, la de pequeñas y medianas pirámides y la de los corpúsculos polimorfos ; otro intermediario, de exígua extensión, caracterizado por la presencia de un

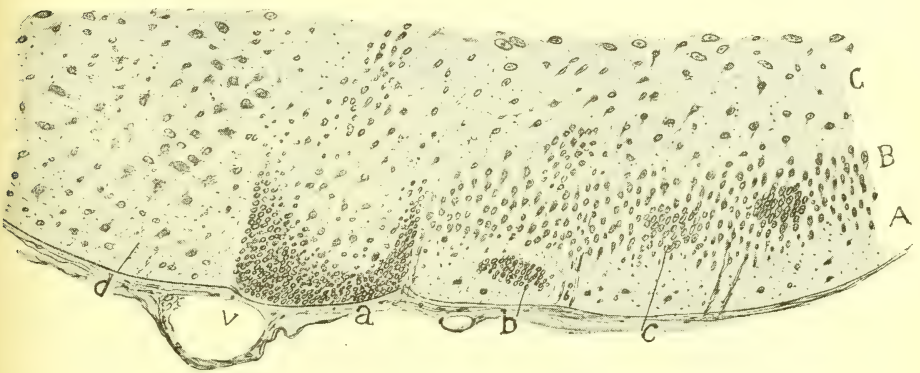


Fig. 781 — Corte antero-posterior del tubérculo olfativo del gato de dos meses.—A, zona plexiforme; B, capa de las medianas pirámides; C, zona de los elementos polimorfos; *a*, islote colosal de células enanas ; *b*, otro islote pequeño; *c*, aglomerado de pirámides medianas; *d*, región prequiasmática del tubérculo olfativo ; *v*, vaso.

casquete periférico de células menudísimas ó granos (fig. 781, *a*); y, en fin, uno posterior sumamente largo (en la figura aparece sólo una pequeña parte), bien reconocible por la ausencia de estratificación manifiesta (*d*). En la región anterior, la zona plexiforme suele presentar algún islote aplanado de granos ó células pequeñísimas (*b*); pero tales acúmulos son más comunes en la capa segunda ó de pirámides medianas, y aun en la tercera, donde para formarlas se congregan también elementos de exígua dimensión (*c*). La región media ó del casquete celular, es sin disputa el territorio cortical donde más delgada es la capa primera. De hecho desaparece por completo en la parte más culminante del islote (fig. 781, *a*), debajo del cual se aprecia un núcleo plexiforme sembrado de elementos de talla mediana y, más profundamente aún, algún acú-

mulo irregular de pirámides medianas. Esta gran pléyade submeníngea de granos, hállase en todos los animales que hemos explorado (perro, gato, ratón, conejo, cavia y hombre), y su aspecto varía mucho con la orientación y posición de los cortes y la especie de animal examinado. En el perro, sobre todo, afecta una gran extensión, descendiendo sus bordes hasta las zonas profundas, y emitiendo cordones y fajas ramificados y anastomasados, en cuyo centro destacan á menudo células más voluminosas envueltas en un plexo nervioso protoplásmico muy rico. La comparación de los cortes frontales con los sagitales, prueba que dicho

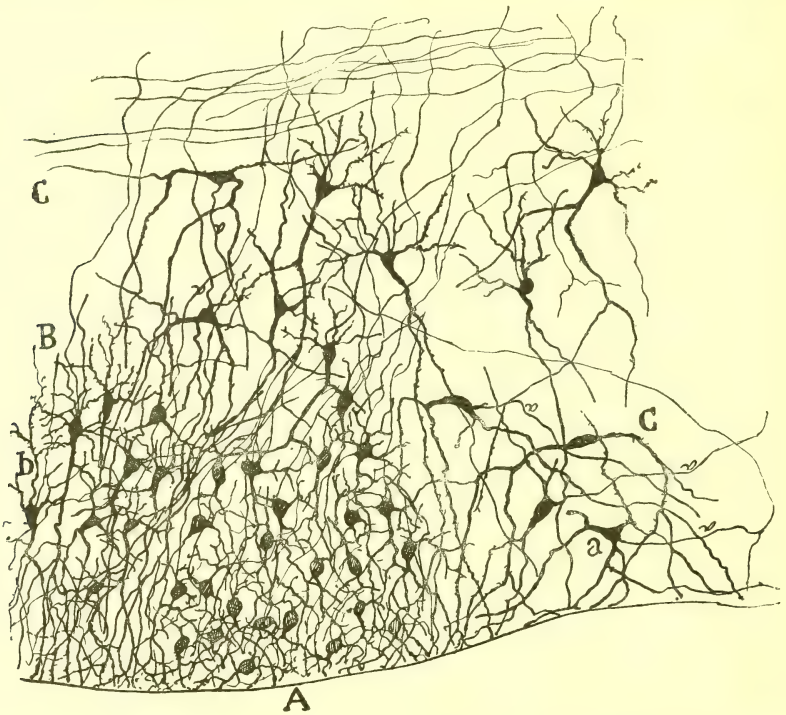


Fig. 782.—Corte sagital de un trozo del tubérculo olfativo del gato de veinte días.—A, borde del gran islote superficial de elementos enanos; B, zona de las pirámides medianas y grandes; C, zona de los corpúsculos polimorfos; C', porción de la región prequiasmática.

islote colosal de granos tiene una figura como de un casquete ó membrana cóncava hacia adentro, plegada y como desgarrada en sus bordes. En los cortes más externos de la región tubercular, este brusco plegamiento transversal que aparece en la figura 781, *a*, falta, presentándose el gran islote como la sección de una extensa concha, cuya parte más culminante se aproxima á la superficie.

En fin, la región posterior ó prequiasmática, caracterízase por carecer de islotes y exhibir esparcidas con irregularidad, células de gran talla (*d*).

Por el predominio y diseminación de los corpúsculos voluminosos, por la desorientación de los mismos y por la ausencia de estratificación bien notoria, esta región prequiasmática se asemeja mucho al territorio fisural inmediato, con el cual se continúa.

En las figuras 782 y 783, presentamos algunos de los resultados obtenidos por el método de Golgi, confirmatorios de las descripciones de Calleja. En la figura 782, A, que reproduce un corte sagital de la región de la gran pléyade de células enanas del gato (el corte pasaba no por el centro sino por el contorno del casquete de granos), pueden verse los granos que Calleja describió muy bien. Son éstas, sin disputa, las célu-

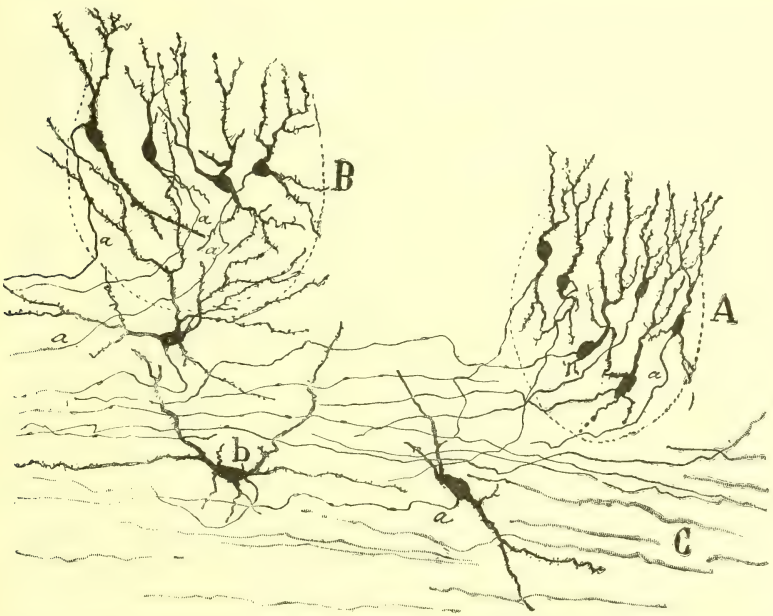


Fig. 783. — Corte sagital del tubérculo olfativo del ratón de ocho días.—A y B, islotes de pirámides ; C, substancia blanca con células polimorfas gigantes.

las nerviosas más pequeñas que existen, puesto que su talla, en las más superficiales, no pasa de 5 μ. Su protoplasma es tan escaso, que el núcleo se transparenta constantemente y sus finísimas dendritas en número de dos, tres ó más, irradian en todas direcciones, aunque con tendencia á subir hacia la rudimentaria capa plexiforme.

En los corpúsculos más profundamente situados, la dimensión del soma aumenta y la forma piramidal se acentúa. Del axon, que es finísimo y descendente, se comprueba que penetra en la substancia blanca é ingresa en la gran vía olfativa de proyección.

Según Calleja demostró, tales islotes reciben numerosas fibras nerviosas profundas que se terminan en plexo tupidísimo. Estas fibras centrí-

petas que hemos impregnado alguna vez en el gato, conejo y ratón, parecen venir de los haces radiados que cruzan la cabeza del cuerpo estriado, pero no nos ha sido dable fijar el origen. En la fig. 784, D, que reproduce un grabado del trabajo de dicho autor, podrá verse el delicadísimo plexo, en cuyo espesor aparecen pequeños huecos para alojar las diminutas neuronas. Las dimensiones de las células que pueblan los islotes no son iguales. Hay pléyades de corpúsculos piramidales medianos y los hay de elementos pequeños. En la figura 783, A, B, tomada del ratón

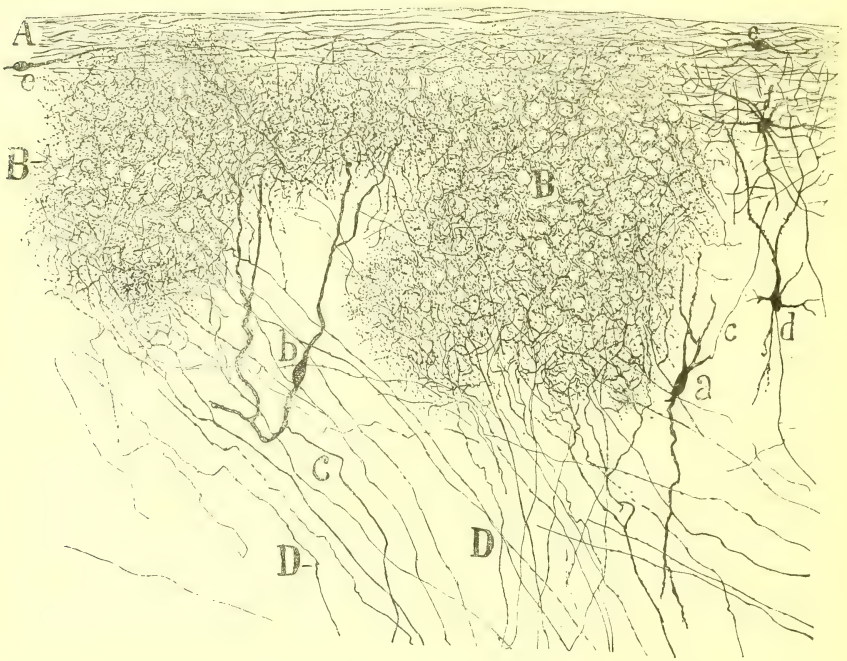


Fig. 784. — Islotes de pirámides del tubérculo olfativo del conejo. Se han teñido á favor del método de Golgi, casi exclusivamente, las arborizaciones nerviosas terminales. — A, capa molecular estrechada ; B, islotes de pirámides ; D, fibras nerviosas arborizadas en los islotes ; *a*, célula fusiforme con cilindro-eje ascendente ; *d*, una pirámide común ; *b*, célula fusiforme de cilindro-eje descendente ; *e*, fusiforme de la capa molecular.

de ocho días, aparecen dos islotes algo diferentes por el volumen de las células, aunque idénticos por el curso de los axones, que pudieron seguirse bien hasta la substancia blanca. Por debajo de ellos, nótase una capa de células polimorfas grandes, cruzadas de haces radiados llegados de la corteza olfativa frontal.

En los territorios desprovistos de islotes, la corteza del tubérculo olfativo reproduce, con algunas variantes, la frontal olfativa. En ella se observa una zona molecular, una capa de pirámides medianas y grandes, y una capa plexiforme sembrada de células gruesas polimorfas (fig. 782, B).

CAPÍTULO XLIV

FOCOS OLFATIVOS CUATERNARIOS Ó ASTA DE AMMON Y FASCIA DENTATA

Estructura de estos centros.—Textura del Asta de Ammon. — Textura de la fascia dentata.—Vías aferentes del asta de Ammon y fascia dentata. — Vías de proyección ó eferentes. — *Septum lucidum.* — Columnas anteriores del fornix y sus colaterales para el septo. — Psalterio ventral. — Ganglios del septo. — Vías aferentes y eferentes del septo lucido.

Asta de Ammon. — El asta de Ammon es una circunvolución cerebral adelgazada y simplificada, cuyo borde libre aparece rodeado y guarnecido por un trozo de circunvolución todavía más simplificado, que se llama *fascia dentata* ó cuerpo abollonado.

La palabra *circunvolución* hay que tomarla aquí en un sentido más fisiológico que anatómico, pues como hace notar Giacomini (1), los roedores que carecen de circunvoluciones poseen un asta de Ammon muy desarrollada.

La organización macroscópica y la estratificación del asta de Ammon, han sido bien reconocidas por los anatómicos que trabajaron por los antiguos métodos, tales como Kupffer (2), Meynert (3), Krause (4), Todlt y Kahler (5), Obersteiner (6), Duval (7). Pero los datos de la fina estructura, los debemos muy señaladamente á Golgi (8), y después de éste

(1) *Giacomini* : Fascia dentata del grande hippocampo del cerbello umano. *Giornale della R. Acad. de Med. di Torino.*, fasc. 11-12, 1883.

(2) *Kupffer* : De cornu ammonis textura, 1859.

(3) *Meynert* : Handbuch von Stricker, p. 712, 1871.

(4) *Krause:* Handbuch der menschlichen Anatomie, Bd. I, Hannover, 1876, página 444.

(5) *Todlt* u. *Kahler* : Lehrbuch der Gewebelehre, 1888.

(6) *Obersteiner* : Anleitung beim Studium des Baues der nervösen Centralorgane, &., 2 Auflage, 1892.

(7) *Duval* : La corne d'Ammon., *Arch. de Neurologie*, tomos II et III, 1881 y 1882.

(8) *Golgi* : Sulla fina Anatomia degli organi centrali del sistema nervoso. Milano, 1886.

á Luigi Sala (1) y Schaffer (2). También nosotros (3), en un extenso trabajo sobre el argumento, pudimos recolectar algunos hechos nuevos, los cuales, junto con las importantes observaciones de los citados sabios, vamos á exponer sumariamente. En fin, citemos, además, como contributores á la anatomía del centro que nos ocupa, á Lugaro (4), Kölliker (5), Azoulay (6) y Smith (7).

Para evitar confusiones adoptaremos la nomenclatura clásica de las capas. Y con el fin de que pueda apreciarse mejor la correspondencia existente entre las zonas de la corteza cerebral y las del asta de Ammon y *fascia dentata*, pondremos al lado de la nomenclatura corriente la de las capas análogas de la corteza. Las zonas del asta de Ammon, son, desde la superficie ventricular á las regiones corticales: 1.°, *capa ependimal;* 2.°, *alveus ó substancia blanca;* 3.°, *stratum oriens ó zona plexiforme inferior;* 4.°, *capa de las pirámides amónicas;* 5.°, *stratum radiatum ó zona plexiforme intermedia;* 6.°, *capa de las fibras horizontales (stratum lacunosum),* 7.°, *capa molecular ó plexiforme superficial.* La figura 786, que corresponde á un corte del asta de Ammon del cavia coloreado por Weigert-Pal, presenta el orden de estos estratos. En la figura 787, mostramos el conjunto de una sección del asta con sus relaciones con el subículo y cuerpo abollonado ó fascia dentata.

1.ª Capa ó zona epitelial.—A partir de la cavidad ventricular, el asta de Ammon presenta una hilera de células epiteliales cortas, prismáticas ó cúbicas, que han sido impregnadas por L. Sala. Del cabo profundo de tales células brota un tallo radial, cuyo comportamiento varía según la época evolutiva.

En el recién nacido (conejo, ratón), la mayor parte de estas células suministran, por su cara profunda, un breve penacho de ramitas horizontales varicosas que terminan por debajo mismo del epéndino. Pero entre los apéndices de esta ramificación se ve una muy espesa, verdadera prolongación de la célula que, atravesando oblícuamente las zonas

(1) *Luigi Sala*: Zur Anatomie des grossen Seepferdefusses., *Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool.*, L. II. Leipzig, 1891.

(2) *K. Schaffer*: Beitrag zur Histologie der Ammons Hornformation. *Archiv. f. mikros. Anat.*, Bd. XXXIX, 1. Heft, 1892.

(3) *S. Ramón Cajal*: Estructura del asta de Ammon. *Anal. de la Socied. españ. de Historia natural.* Tomo XXII, 1893.

— Una traducción alemana de este trabajo fué publicada por el Profesor A. von Kölliker en *Zeitschrift. f. wissenschafliche Zool.*, Bd. 56, 1893.

(4) *Lugaro:* Contributo alla fina Anatomia del Grande piede d'Hippocampo. *Archivio per le Szienze mediche.* Vol. XVIII, 3, 1893.

(5) *Kölliker*: Lehrbuch der Gewebelehre., Bd. II, 6, Aufl., 1896.

(6) *Azoulay:* Structure de la corne d'Ammon chez l'enfant. *Société de Biol.* Séance du 3 mars 1894.

(7) *Elliot Smith*: The relation of the Fornix to the Margin of the cerebral Cortex. *Journ. of Anat. and Physiol.* Vol. 32.

subyacentes y trazando un escalón en la de las pirámides, se ramifica ampliamente en el espesor de la zona molecular. A veces, el tallo se bifurca ó ramifica complicadamente al ingresar en la zona de las pirámides, como se veía en la figura 785, *e*).

En el conejo de ocho días, las ramitas periféricas del tallo radial se atrofian, y las que éste suministra se extienden casi exclusivamente en el espesor del *stratum oriens* y *alveus*. En esta fase, sin duda han sido vistas dichas expansiones por L. Sala, pues dice que pueden alcanzar hasta cerca de las grandes pirámides. Finalmente, en el conejo y cone-

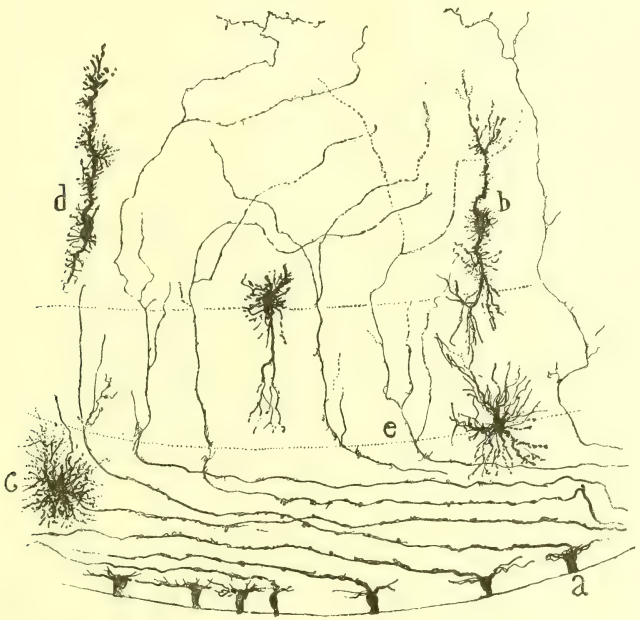


Fig. 785.—Células neuróglicas del asta de Ammon (región superior) del conejo recién nacido.—*a*, cuerpos de las células epiteliales; *b*, *d*, células neuróglicas alargadas; *c*, célula en araña; *e*, tallo ramificado del corpúsculo epitelial.

jillo de Indias adultos, el penacho del tallo radial se acorta y sus ramas fuertemente espinosas y como penniformes, se pierden entre las fibras medulares del *alveus*.

Por lo demás, en el conejo recién nacido existen ya esparcidas por el espesor del asta de Ammon muchas células de neuroglia. Algunas de ellas presentan todavía el alargamiento y dirección radial que denuncian su origen epitelial (fig. 785, *d*).

2.ª Capa (alveus ó substancia blanca).—Esta zona se compone de los cilindros-ejes de las pirámides, de algunos corpúsculos polimorfos dislocados de la capa inmediata *(stratum oriens)* como han demostrado Golgi, Sala y Schaffer, y de fibras centrípetas ó comisurales, lle-

gadas con la fimbra de la comisura interamónica. Como se ve en la figura 787, la capa de substancia blanca forma, por el lado del ventrículo, una extensa superficie convexa rematada en dos grandes espesamentos : uno interno triangular, que es la *fimbra* (fig. 787, F), ó *pilar posterior del trígono cerebral;* y otro externo emplazado en el ángulo amónico subicular (fig. 787, G), y correspondiente en gran parte á la gran vía *esfeno-amónica*, de que hablaremos más adelante.

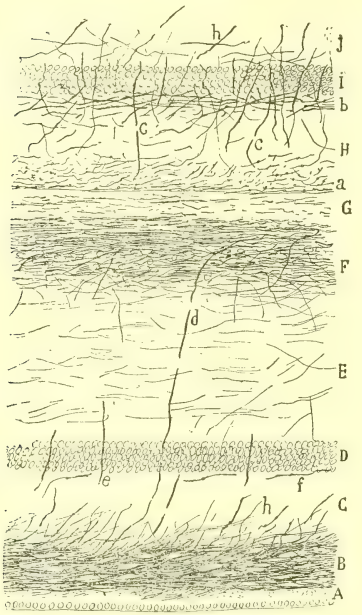


Fig. 786.—Corte del asta de Ammon y *fascia dentata* del conejillo de Indias. Método de Weigert Pal.—A, epitelio; B, *alveus;* C, *stratum oriens;* D, capa de las pirámides; E, *stratum radiatum;* F, *stratum lacunosum*; G, *stratum moleculare;* H, zona molecular de la *fascia dentata;* I, capa de los granos; *a*, fibras meduladas del tercio externo de la zona molecular de la *fascia dentata*; *b*, plexo horizontal supragranular; *c*, cilindros-ejes ascendentes partidos de la capa de células polimorfas de la *fascia dentata*; *d*, cilindro-eje que desciende al *alveus*; *e*, cilindros-ejes ascendentes de células yacentes en la capa de las células polimorfas; *f*, fibras nerviosas de las células del cilindro-eje horizontal.

Para evitar circunloquios, en adelante designaremos *región superior* ó intraventricular del asta de Ammon á la semicaña superior cuyas fibras se prolongan hacia fuera hasta la vía esfeno-amónica; mientras que llamaremos *región inferior* á la semicaña inferior cuyas fibras se acumulan en la fimbria. Esta distinción descansa además, como más adelante veremos, en los caracteres especiales que muestran las pirámides residentes en cada una de estas regiones.

Cuando se examina la substancia blanca del álveo en preparaciones bien impregnadas por el cromato de plata, se advierte que no todas las fibras nerviosas poseen igual espesor, cabiendo distinguirlas en *gruesas* y *finas*. Las *gruesas* marchan, por lo común, á distancia del epitelio en la vecindad del *stratum oriens* y se continúan con los cilindros-ejes de las pirámides. Las *finas* son muy numerosas en la región superior del asta de Ammon y yacen de preferencia junto al epitelio. La capa periférica construída de estas fibrillas se engruesa notablemente al nivel del *subiculum*, donde constituye un manojo espeso bien distinto del formado por la vía esfeno-amónica.

Colaterales de la substancia blanca.—Son escasas, notablemente finas y parten en ángulo recto de las fibras gruesas del alveo ó cilindros-ejes de las pirámides. La región donde pueden demostrarse mejor dichas co-

laterales, es la del hileo, ó sea la parte del asta de Ammon que se sumerge ó está á punto de hundirse en la concavidad de la *fascia dentata* (fig. 788, C). La mayoría de las colaterales parecen ramificarse y perderse en el *stratum oriens*, pero se ven también otras que remontan la capa de las pirámides para perderse y ramificarse en la zona supra-piramidal.

3.ª Capa ó stratum oriens (Zona de los *Corpúsculos polimorfos* de la corteza típica). — Algunos de los elementos de esta zona han sido descritos por L. Sala; pero las propiedades de los cilindros-ejes que de ellos emanan son conocidas circunstanciadamente gracias á las indagaciones de Schaffer.

El *stratum oriens* debe distinguirse en dos subzonas: *subzona inferior* ó de las células fusiformes é irregulares; *subzona superior* ó plexiforme.

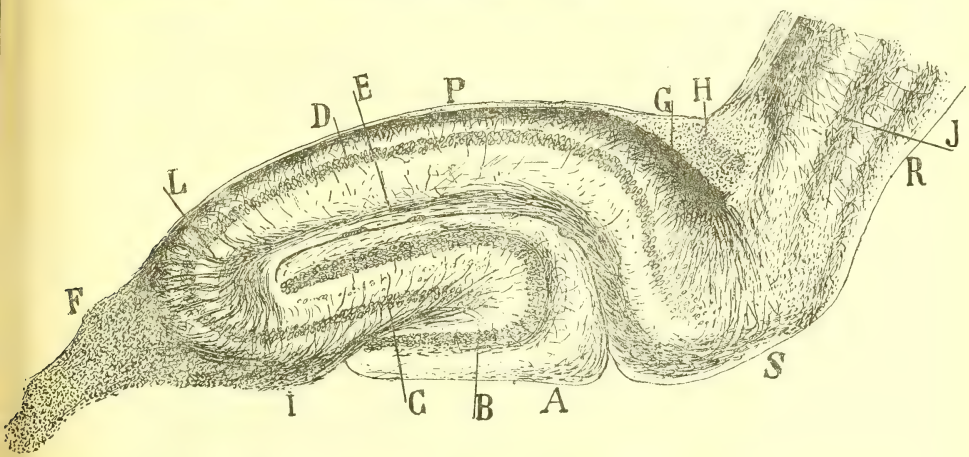


Fig. 787.—Corte antero-posterior del asta de Ammon del conejillo de Indias adulto. Coloración de las fibras de mielina por el método de Weigert-Pal.—A, capa molecular de la *fascia dentata;* B, capa de los granos; C, zona de las gruesas pirámides; D, zona de las pirámides pequeñas ó superiores; F, fimbria; G, vía esfenoamónica; H, fibras finas, probablemente continuadas con el cuerpo calloso; I, región inferior del asta de Ammon; P, región superior de la misma; E, fibras meduladas del *stratum lacunosum;* S, subículo; R, región occipital de la corteza.

A) **La subzona inferior,** rayana de la substancia blanca encierra, por lo común, células fusiformes ó triangulares paralelamente dirigidas á las fibras del *alveus,* y cuyas ramas protoplasmáticas se pierden entre los tubos de mielina. El cilindro-eje de tales elementos nos ha parecido, por lo menos en algunos casos, comportarse como el de las células de Martinotti del cerebro, es decir, que atravesando las capas medias se remonta á la molecular ó plexiforme superficial donde se arboriza y termina (fig. 792, *a, b*).

B) **La subzona superior** de la capa de las células polimorfas es mucho más espesa, y por su aspecto y posición merece llamarse *zona plexiforme inferior*. Es el punto de reunión de los penachos inferiores de las pirámides y de las colaterales de los cilindros-ejes de éstas. Contiene tam-

bién, conforme á la descripción de Schaffer, células especiales que cabe distinguir en tres especies: células de axon semilargo ascendente, células de axon largo descendente, células de axon corto horizontal ramificado en torno de las pirámides.

1.° *Las células de axon ascendente* han sido descubiertas por Schaffer. Trátase de células generalmente poco voluminosas, ya fusiformes, ya triangulares, situadas acá y allá, en todo el espesor de la zona que estu-

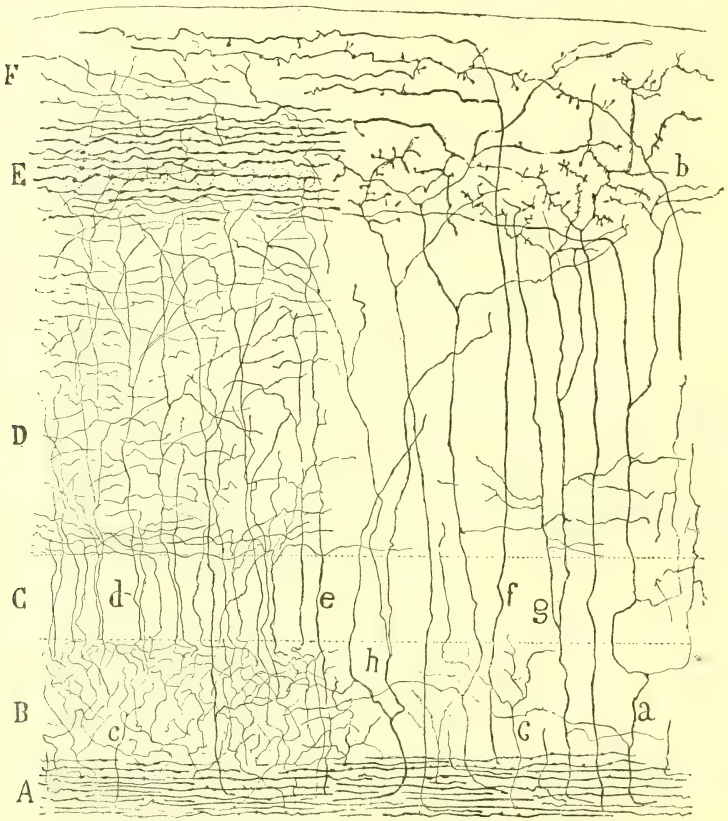


Fig. 788.—Corte del asta de Ammon del conejo de ocho días. Método doble al cromato de plata. La parte izquierda de esta figura muestra las fibras colaterales de la substancia blanca; la derecha contiene las fibras probablemente terminales llegadas del álveo y arborizadas en *b*; A, álveo; B, capa de las células polimorfas; C, capa de las pirámides; D, *stratum radiatum*; E, *lacunosum*; F, *moleculare; a*, fibra nerviosa terminal; *c*, colaterales de la substancia blanca.

diamos, aunque prefiriendo las porciones vecinas á la capa de las pirámides. Sus expansiones protoplasmáticas caminan ora horizontales, ora descendentes, dividiéndose y perdiéndose, de preferencia, en la proximidad de la substancia blanca (fig. 789, B, C).

Tocante al axon hay que distinguir dos variedades: 1.ª, células cuyo cilindro-eje ascendente se ramifica y consume en lo alto de la zona mo-

lecular, al nivel sobre todo de las fibras meduladas horizontales (*stratum lacunosum*). Estas células indicadas por Schaffer son, á nuestro juicio, poco abundantes; 2.ª, células cuyo cilindro-eje ascendente se arquea á distintas alturas del espesor de la zona suprapiramidal ó radiada, para

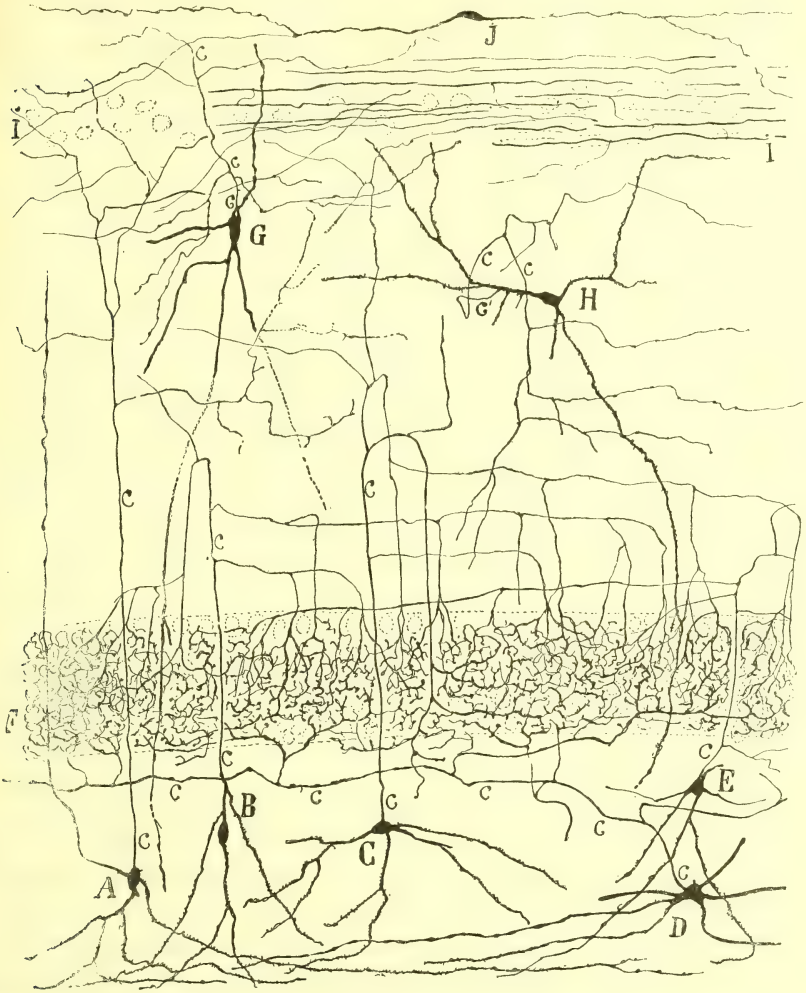


Fig. 789.—Corte del asta de Ammon del conejo de un mes. (Método de Cox).— A, célula cuyo cilindro-eje ascendente se termina en el *stratum lacunosum*; B, C, E, células cuyo axon arciforme se termina en plexos nerviosos interpiramidales; F, capa de las pirámides con el plexo nervioso intercelular; G, H, dos células de axon corto del *stratum radiatum*; I, fibras horizontales del estrato lacunoso; J, célula fusiforme, sin expansiones nerviosas, de la zona molecular. (La letra *c*, quiere decir cilindro-eje).

acabar ramificándose entre las pirámides subyacentes. Este tipo interesante es más común que el precedente y ha sido impregnado aunque incompletamente por Schaffer, quien no ha logrado ver, á juzgar por sus

dibujos, ni la terminación de la expansión nerviosa, ni la de las numerosas colaterales descendentes. Como puede verse en la figura 789, B, C y E, el axon parte de lo alto de la célula, cruza verticalmente la capa de las pirámides, y, á nivel variable del *stratum radiatum*, traza un arco más ó menos abierto, para descender en línea recta y paralelamente á sí mismo hasta la zona de las pirámides ó hasta lo alto del *stratum oriens*. Este cilindro-eje acaba por una espléndida arborización de fibras horizontales ó recurrentes que penetran entre los cuerpos de las pirámides, y constituyen en torno de éstas un plexo riquísimo de ramúsculos flexuosos y fuertemente varicosos.

Las colaterales de estos cilindros-ejes ofrecen un curso y una terminación por demás interesantes. De lo alto del arco parten ya una ó dos ramitas ascendentes, que se ramifican por lo alto del *stratum radiatum* y que pueden alcanzar el *stratum lacunosum* donde marchan más ó menos horizontalmente. Pero las colaterales más numerosas é importantes proceden del trayecto ascendente del cilindro-eje, del que nacen en ángulo recto, apartándose horizontalmente un buen trecho para descender bruscamente y acabar, entre los cuerpos de las pirámides, á beneficio de tupidas y varicosas arborizaciones que se juntan á las suministradas por las ramas terminales del cilindro-eje (fig. 789, B, C). El plexo así formado (fig. 789, F), á cuya construcción colaboran también otros elementos, representa una de las disposiciones más interesantes del asta de Ammon; este plexo, que ha sido confirmado por Kölliker, puede compararse solamente con el que rodea las células de Pukinje del cerebelo.

Las células de cilindro-eje descendente son fusiformes ó triangulares y representan pirámides dislocadas. Raras en número en la proximidad de la fimbria, son más frecuentes en las cercanías del *subiculum*. Sus expansiones protoplasmáticas inferiores se ramifican y terminan en el *stratum oriens* ó zona plexiforme, en tanto que el tallo cruza la línea de las pirámides y se termina por un penacho espinoso en lo alto de la zona molecular. Respecto al cilindro-eje, se comporta como el de las pirámides, desciende más ó menos oblícuamente y se continúa con una fibra del álveo, después de suministrar, para la zona de las células polimorfas, algunas colaterales. Pirámides dislocadas semejantes á las precedentes, han sido también observadas en el hombre por Azoulay y Kölliker.

Las células de axon corto horizontal, descubiertas por nosotros, yacen en todo el espesor de la zona de las células polimorfas, pudiendo residir algunas hasta en el espesor de la substancia blanca; pero, en general, ocupan la parte media ó superior del *stratum oriens*. Caracterízanse estos corpúsculos por su gran estatura, su forma estrellada y la orientación radiada de sus expansiones protoplasmáticas que alcanzan gran longitud y exhiben un aspecto fuertemente varicoso. Entre estos apéndices se halla siempre uno ó dos ascendentes muy varicosos que, cruzando la zona su-

perpuesta, ganan la capa molecular donde terminan, ora sin ramificarse, ora dividiéndose muy sobriamente en ramos arrosariados. Las expansiones protoplasmáticas descendentes tienden á orientarse paralelamente al

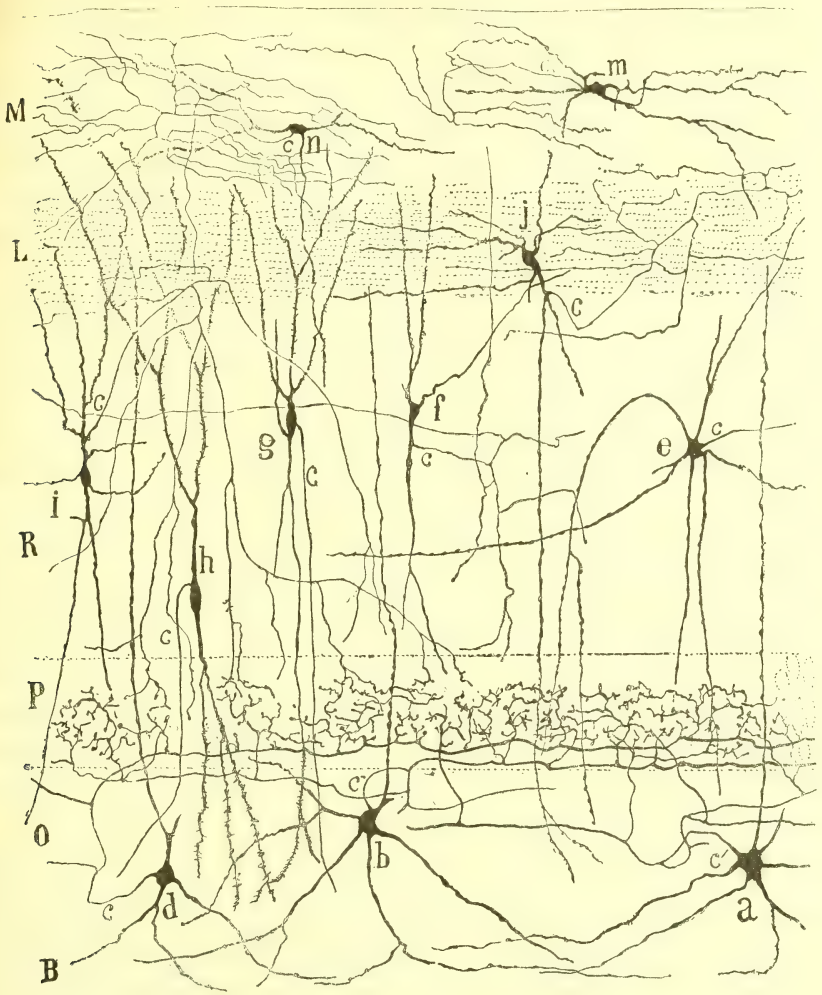


Fig. 790.—Corte del asta de Ammon del conejo de un mes. Método de Cox.—*a*, *b*, *d*, células de cilindro-eje horizontal; *e*, *f*, células de cilindro-eje corto para el *stratum radiatum; g*, *h*, pirámides dislocadas; *i*, célula cuyo cilindro-eje suministra ramas para el plexo interpiramidal; *j*, célula de la capa lacunosa; *m*, *n*, dos pequeñas células del *stratum moleculare*. (La letra *c*, en ésta como en otras figuras, marca la expansión nerviosa de toda célula). B, substancia blanca; O, *stratum oriens;* P, capa de las pirámides; R, *stratum radiatum;* L, *stratum lacunosum*; M, *stratum moleculare*.

álveo, alcanzando una gran extensión, sin mostrar tan acentuado el aspecto espinoso de las expansiones de las pirámides.

El axon es grueso, y marcha ya horizontal, ya oblícuamente, descom-

poniéndose luego en varias ramas gruesas, que divergen en todos sentidos, aunque propendiendo á ascender hacia la zona de las pirámides.

Semejantes ramas, en vez de disminuir de diámetro á medida de su alejamiento del origen, se espesan y tornan varicosas, subiendo oblícuamente hasta la zona de las pirámides, por debajo de la que corren horizontalmente un gran trecho. En su curso tangencial emiten un gran número de colaterales verticales, flexuosas y varicosas, las cuales, en unión de las ramitas finales, forman un plexo nervioso apretadísimo, en cuyas mallas se alojan los cuerpos de las células piramidales. En este plexo colaboran, como ya hemos expuesto anteriormente, los ramitos terminales de la prolongación funcional de las células de axon semilargo ascendente. Estos elementos han sido confirmados por Kölliker.

Las células del *stratum oriens* tíñense bien por el azul de metileno, que da á las dendritas aspecto sumamente varicoso. También el proceder del nitrato de plata reducido las impregna, mostrando en el soma y expansiones una gran riqueza de neurofibrillas.

4.ª Capa ó de las pirámides (corresponde á la zona de las pirámides grandes y pequeñas de la corteza típica).—Los corpúsculos de esta zona fueron bien descritos por Golgi, quien puso primeramente de manifiesto sus dos especies de expansiones protoplasmáticas, ascendentes y descendentes, así como las propiedades del cilindro-eje.

En el conejo, conejillo de Indias y ratón la capa de las pirámides es densa, aparece correctamente limitada de las zonas limítrofes y contiene tres ó cuatro hileras de cuerpos celulares, entre los cuales no existe más espacio que el necesario para contener el plexo nervioso antes descrito. En el hombre, los cuerpos celulares yacen á distancia, constituyendo una zona amplia, mal limitada, que recuerda completamente las de las pirámides grandes y medianas del cerebro.

Los caracteres generales de las pirámides del asta de Ammon recuerdan los de las del cerebro, pero discrepan de éstas por dos caracteres morfológicos : el alargamiento fusiforme ú ovoideo del cuerpo protoplasmático, y la falta de colaterales protoplasmáticas de éste. En cambio los apéndices basilares adquieren gran desarrollo, constituyendo un penacho descendente que ingresa en el *stratum oriens*, donde se pone en relación con el plexo de fibrillas colaterales de esta zona. El tallo ascendente se conserva indiviso hasta que llega á la *zona radiada;* una vez en ella suministra numerosos apéndices colaterales y, á diversas alturas del asta de Ammon, se descompone en un penacho de fibras divergentes que pueden remontarse hasta el límite superior de la corteza (*stratum moleculare*).

El cilindro-eje brota, ya del cuerpo, ya de una gruesa expansión protoplasmática, desciende más ó menos oblícuamente y se continúa con una fibra nerviosa del álveo, no sin haber suministrado antes, durante su curso por el *stratum oriens*, dos, tres ó más colaterales ramificadas y termina-

das entre las células polimorfas. La reunión de estas colaterales, así como de muchas ramitas emanadas de las células sensitivas de Golgi, da lugar á la formación, en el *stratum oriens*, de un plexo nervioso tupidísimo que se complica todavía por su mezcla con algunas colaterales llegadas de la substancia blanca.

En general, cuando dicho cilindro-eje aborda la substancia blanca, se continúa por un tubo de ésta por simple acodamiento (fig. 791, B); pero á veces se aprecia claramente una bifurcación en ramas desiguales: la más delgada, con aspecto de colateral, dirígese hacia arriba y adentro; la más espesa, continuación del cilindro-eje, camina en dirección contraria, ó al menos bastante distinta.

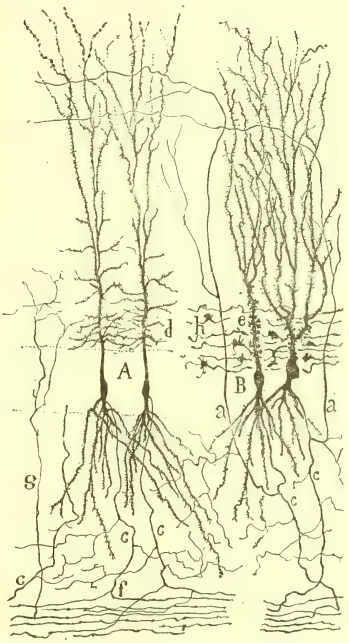


Fig. 791. — Células piramidales del asta de Ammon —A, células pequeñas ó de la región superior; B, células grandes ó de la región inferior del asta de Ammon; *a*, colaterales gruesas ascendentes; *c*, cilindros-ejes; *e*, excrecencias del tallo de las gruesas pirámides; *d*, ramitas espinosas del tallo de las pequeñas; *f*, colateral fina para la substancia blanca; *g*, una colateral emanada de fibras del álveo; *h*, fibras musgosas en relación con las gruesas pirámides.

Esto, en cuanto á los caracteres comunes de las pirámides. Mas, si se examinan atentamente las células de esta especie que habitan en cada semi-cilindro del asta de Ammon (regiones superior é inferior), pronto echaremos de ver algunos rasgos diferenciales.

Las *pirámides de la región inferior*, alcanzan, según demostró Golgi, una estatura mayor, y exhiben, á medida que se aproximan al íleo de la *fascia dentata*, un cuerpo más irregular y unos penachos protoplasmáticos más cortos, recios y groseros. Otro carácter distintivo muy interesante, descubierto por Schaffer y de cuya exactitud podemos certificar, consiste en que, á corta distancia del arranque del cilindro-eje, emite éste una colateral tan espesa que á menudo representa una rama de bifurcación; este robusto ramo, después de suministrar una ó dos ramillas que se arborizan en lo alto del *stratum oriens* (fig. 791, *a*) asciende por el *stratum radiatum*, gana el *lacunosum* ó de las fibras horizontales y tórnase horizontal continuándose con una de las fibras nerviosas meduladas que constituyen esta zona del asta de Ammon (figs. 791, *a* y 795, *i*).

En la región subyacente á la fimbria (fig. 787, L y 798 *g*), la reunión

de las colaterales ascendentes constituye un conjunto de hacecillos verticales, los cuales disócianse en cuanto abordan el *stratum radiatum*, continuándose sus fibras, en radios distintos, con los tubos medulados del referido estrato lacunoso. Un examen atento de estas colaterales durante su curso horizontal y superior, permite seguirlas hasta cerca del *subiculum*. En todo este larguísimo trayecto emiten ramillas para la zona radiada y estrato lacunoso, terminándose el tallo en el espesor de los mismos. A favor de las citadas colaterales, una gruesa pirámide de la región inferior del asta de Ammon, puede ponerse en relación con infinidad de penachos protoplasmáticos de las pirámides de la región superior.

Además de la larga colateral recurrente, las gruesas pirámides se diferencian de las medianas ó superiores, por presentar, en el soma y tallo ascendente, unas excrecencias colaterales verrugosas en contacto, según veremos más adelante, con los axones de los granos (fig. 791, *e*). Las pirámides de la región superior, poseen, en vez de excrecencias, finas dendritas colaterales más ó menos transversales (fig. 791, *d*).

Las pirámides grandes exhiben un retículo de neurofibrillas ya descrito por Bethe (1). En nuestros preparados del conejo aparecen estas hebras teñidas de rojo, y formando dos haces ascendente y descendente, repartidos en el axon y en los dos penachos de dendritas. El armazón de las pirámides superiores ó medianas, se colorea con dificultad, mostrándose sumamente pálido.

La morfología general de las pirámides se presenta también, según reconocimos nosotros (2), con iguales caracteres que en los preparados de Golgi, en los de Ehrlich. Reconócese con entera evidencia teñidos de azul intenso: ambos penachos radiales, el axon, sus colaterales inferiores y sobre todo, la colateral recurrente, que puede seguirse muy bien hasta el estrato lacunoso. Las estrangulaciones, coloreables en azul intenso, denuncian la presencia de vaina medular en las citadas fibras recurrentes.

5.ª Capa ó stratum radiatum. — Esta zona junto con las subsiguientes, llamadas *stratum lacunosum* y *stratum moleculare* representa la capa superficial ó plexiforme de la corteza típica, y constituye una faja concéntrica limitada por arriba por el *stratum lacunosum* ó substancia blanca intermedia del asta de Ammon, y hacia abajo por la zona de las pirámides (fig. 786, E). En esta región se alínean paralelamente los tallos periféricos de las pirámides, de cuya reunión así como del entrecruzamiento de sus ramas colaterales espinosas se forma un riquísimo plexo protoplasmático. El penacho terminal se extiende en gran parte por la zona molecular ó plexiforme superficial y estrato lacunoso.

(1) *Bethe:* Ueber die Neurofibrillen u. der Ganglienzellen von Wirbelthieren und Beziehungen zu Golginetzen. *Arch. f. mikros. Anat.*, &. Bd. 55, 1900.

(2) *S. Ramón Cajal*: El azul de metileno en los centros nerviosos. *Rev. trim. microgr.*, tomo 1, 1896.

Ni Sala ni Schaffer describen células nerviosas en la zona radiada. No son en verdad muy abundantes, pero existen constantemente, pudiéndose distinguir cuatro especies:

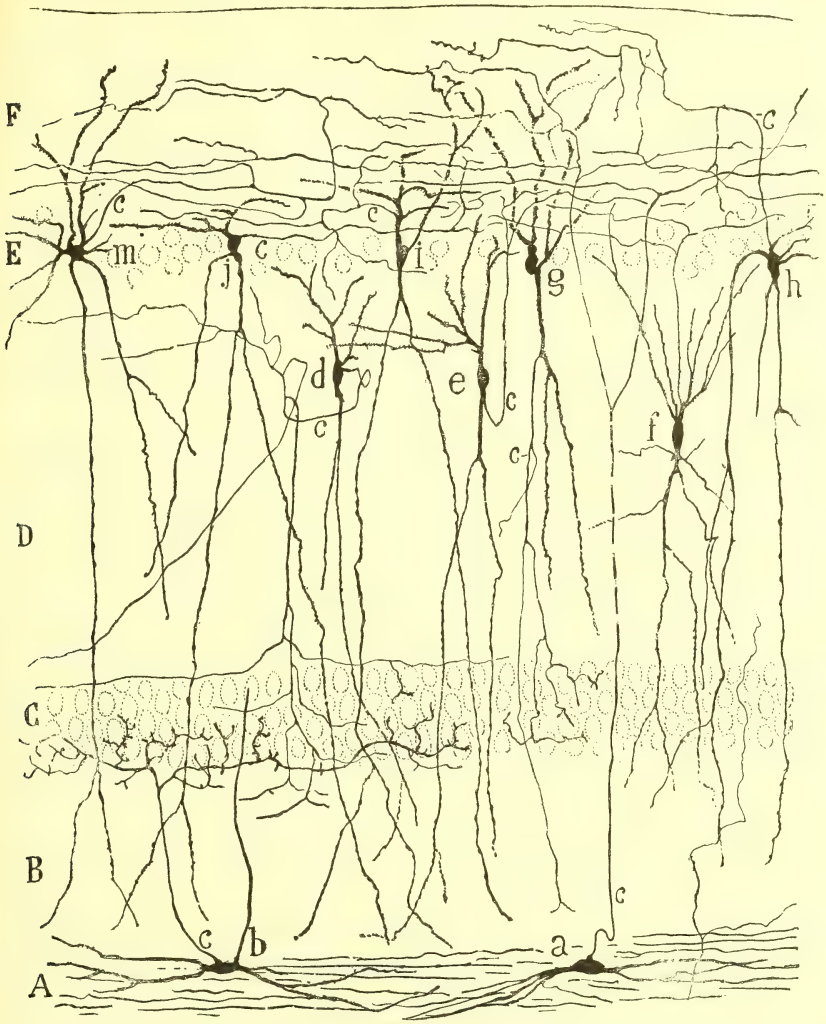


Fig. 792.—Corte del asta de Ammon del conejo de diez días. Método al cromato de plata. Impregnación doble.—A, substancia blanca; B, capa de las célalas polimorfas; C, capa de las pirámides; D, *stratum radiatum;* E, *stratum lacunosum*; F, *stratum moleculare*, *a*, célula de cilindro-eje ascendente; *b*, otra de cilindro eje arborizado entre las pirámides; *d*, célula cuyo cilindro-eje da ramas al plexo nervioso interpiramidal; *e*, *f*, células cuyo cilindro-eje se pierde ramificándose en el *stratum lacunosum; j*, *i*, *h*, *m*, células del *stratum lacunosum*, cuyo cilindro-eje se arboriza en éste y en el *stratum moleculare*; *g*, célula cuyo axon descendente suministraba ramas para el plexo interpiramidal.

1.ª *Pirámides dislocadas.*— Son células ovoideas ó piramidales de dirección análoga á la de las pirámides subyacentes, con una ó varias ra-

mas descendentes para el *stratum oriens*, un tallo vertical ramificado en lo alto de los estratos lacunoso y molecular, y un cilindro-eje vertical que se pierde en el *alveus*. En la fig. 790, *h*, *g*, el cilindro-eje procedía de lo alto del cuerpo celular, arqueándose luego para tomar curso descendente.

2.ª *Células estrelladas ó triangulares* (fig. 792, *e*, *f*).— Yacen en todo el espesor del *stratum radiatum* y son más abundantes que las anteriores ; de su cuerpo brotan tres, cuatro ó más prolongaciones protoplasmáticas divergentes, de las cuales las más robustas suelen extenderse paralelamente á la corteza, recorriendo gran distancia ; algunas ramas descendentes llegan cruzando la zona de las pirámides hasta el *stratum oriens*. El axon marcha ya oblícuo, ya horizontalmente y se descompone en una extensa arborización nerviosa de fibras finas, varicosas, sin orientación determinada, acabadas libremente en el espesor del *stratum radiatum*. Sin embargo, algunas fibrillas nerviosas terminales se reparten también en el *stratum lacunosum*.

3.ª *Células triangulares ó fusiformes* provistas de expansiones descendentes prolongadas hasta el *stratum oriens*, de apéndices ascendentes que se ramifican profusamente alcanzando la capa molecular, y de un axon ascendente, el cual, llegado al *stratum lacunosum*, se descompone en ramillas varicosas en gran parte horizontales (fig. 792, *f*).

4.ª *Células de axon descendente*, para la zona de las pirámides. En ciertas células fusiformes ó triangulares, el cilindro-eje, después de emitir ramitas que se consumen en la zona radiada, desciende verticalmente para arborizarse en la capa de las pirámides, colaborando al plexo nervioso tupido que aquí existe (figs. 790, *i*, y 792, *d*, *g*). Algunas veces, una ó varias ramillas nerviosas parecen ramificarse en lo más bajo del *stratum oriens*. En otros casos, la expansión nerviosa, antes de bajar y ramificarse, puede remontar hasta la zona lacunosa, á la que provee de algún ramillo (fig. 790, *i*).

6.ª Stratum lacunosum (*stratum medullare medium*). — Encierra esta capa células irregularmente dispuestas y numerosas fibras meduladas concéntricas al asta de Ammon.

a) **Fibras nerviosas.** — Constituyen haces paralelos que, arrancando de la zona inferior del asta de Ammon, se prolongan hasta el *subiculum*. Dichas fibras sólo se disponen en capa independiente en la región superior del asta de Ammon, es decir, por encima de la fimbria; al nivel de ésta y en la región inferior ocupan indistintamente todo el intervalo que separa el estrato de las pirámides de la capa de corpúsculos polimorfos de la *fascia dentata* (fig. 795, K).

Las fibras que toman participación en la construcción del estrato lacunoso son numerosas. Pueden contarse desde luego las siguientes especies : 1.ª Hebras colaterales finísimas ascendentes, procedentes de la

substancia blanca del *alveus*. Una parte de ellas se ramifica y pierde en el *stratum oriens,* ó entre los cuerpos de las pirámides, pero otra porción se prolonga más arriba, ingresando en los fascículos de la zona lacunosa. 2.ª Colaterales espesas nacidas exclusivamente en la región inferior del asta de Ammon, del trayecto vertical de los cilindros-ejes de las gruesas pirámides. Tales fibras, bien descritas por Schaffer, y ya mencionadas en párrafos anteriores, son en número de una ó dos por expansión funcional, se ramifican en el espesor del *stratum radiatum* ó más arriba, de modo que, á menudo, una colateral forma dos ó más ramillas de los manojos del *stratum lacunosum*. 3.ª Fibras nerviosas terminales llegadas de la substancia blanca. Estas fibras son también espesas y suelen suministrar colaterales para el *stratum oriens*, y zona radiada. Sus ramificaciones finales, al nivel del estrato lacunoso, suelen ser varicosas y forman un plexo tupido que rodea los corpúsculos yacentes en esta zona (fig. 788, *o*). 4.ª Añadamos aun las arborizaciones finales de las células de axon ascendente de las zonas subyacentes.

b) **Células nerviosas** (fig. 792, *m*, *i*, *h*). — Semejantes á las del estrato precedente, son muy numerosas y se disponen en una faja irregular concéntrica al asta de Ammon y entremezclada de fibras meduladas. Su forma es, por lo común, triangular, con la base hacia arriba, pero afectan también, á menudo, configuración estrellada. De sus ángulos parten expansiones protoplasmáticas descendentes y ascendentes. Sobre todo las primeras, que pueden bajar hasta el *stratum oriens* (fig. 792, *c*).

El cilindro-eje procede, á menudo, de un lado del cuerpo, y extendiéndose más ó menos horizontalmente entre las fibras nerviosas de la capa lacunosa, se termina en el espesor de ésta por una extensa arborización de hebras divergentes, en gran parte horizontales.

7.ª Stratum moleculare ó plexiforme externa. — Es la zona más superficial del asta de Ammon, y el paraje donde se terminan las expansiones más altas del penacho de las pirámides.

Contiene esta capa, además de multitud de fibras nerviosas llegadas de la vía *esfeno-amónica*, dos tipos de células: estrelladas y fusiformes.

a) *Las células estrelladas,* mencionadas por Schaffer, son pequeñas y emiten varias expansiones protoplasmáticas delgadas, fuertemente varicosas, que se extienden en todos sentidos, particularmente en el paralelo á la corteza.

El axon es fino, recorre más ó menos horizontalmente una parte del estrato, y se resuelve en una riquísima arborización terminal de hilos finos, varicosos, preferentemente orientados en el sentido de la capa molecular (fig. 790, *n*, *m*).

b) *Las células fusiformes,* delgadas y de tallos polares larguísimos, corresponden verosímilmente á las horizontales de la corteza típica. Estas células son muy raras (fig. 789, J).

La parte más superficial de la capa molecular ha tomado el nombre de *hoja nuclear* ó *lámina medullaris involuta*. Esta porción contiene fibras medulares que, en las preparaciones ejecutadas según el método de Weigert, constituyen una capa de cada vez más espesa, á medida que se aproxima al subículo. En la proximidad de éste, las fibras meduladas de la capa lacunosa y las de las hoja nuclear se juntan, y la corriente espesa que resulta se prolonga con la masa de fibras meduladas de la capa molecular del subículo.

Las fibras de la *hoja nuclear* provienen, según Schaffer, de tres partes: del *subiculum*, de las ramas más altas de los cilindro-ejes ascendentes (células de Martinotti), y de las arborizaciones nerviosas de las células estrelladas de la capa molecular. Los dos orígenes primeros son positivos, según resulta de nuestras observaciones; en cuanto al tercero, lo juzgamos dudoso, pues no es de creer que posean vaina espesa de mielina las últimas ramitas de las delicadas arborizaciones nerviosas de las células mencionadas. La corriente principal dimana positivamente del *subiculum*, es decir, de la gran *vía esfeno-amónica* ú olfativa, de que luego hablaremos.

FASCIA DENTATA

Como ya expusimos más atrás, la fascia dentata debe estimarse como una faja acanalada de corteza cerebral sobreañadida á la zona molecular del asta de Ammon, y de tal modo dispuesta, que abraza por su concavidad el remate ó borde delgado de este último cuerpo (fig. 787, A, B). En los mamíferos inferiores, como ha mostrado E. Smith (1) (ornitorinco, etc.), hay regiones del asta en que el plano de los granos, zona característica de la fascia dentata, parece continuarse con la de pirámides amónicas.

Consta la fascia dentata de tres capas: *la zona plexiforme externa*, *la de los granos* (correspondiente á las pirámides del cerebro) y *la zona de células polimorfas*.

ZONA MOLECULAR (fig. 793, A). — Es la más excéntrica de las que componen la fascia dentata, y, de conformidad con todas las zonas que llevan dicho nombre, se compone de dos especies de fibras íntimamente entremezcladas: expansiones protoplasmáticas espinosas nacidas en células subyacentes y fibrillas nerviosas terminales. Encierra además las siguientes especies de corpúsculos nerviosos:

a) **Células triangulares ó granos dislocados.** — Estos corpúsculos semejan enteramente á los que forman el *stratum granulosum* subyacente, salvo que son triangulares ó semilunares y habitan en planos diversos de

(1) *Elliot Smith*: The Fascia dentata. *Anat. Anzeiger*, XII Band. n° 4 u. 5, 1896.

la zona molecular (fig. 794, *a*). De la parte exterior del cuerpo brotan tres ó más apéndices ascendentes, que se pierden en dicha capa, después de mostrar en su contorno fuertes desigualdades y en ciertos puntos verdaderas espinas. El *cilindro-eje* desciende, por lo común, directamente, á veces después de describir un escalón horizontal extenso encima de la capa granulosa, cruza después la zona de los granos y se comporta en definitiva como el axon de ésta.

b) **Células de cilindro-eje corto.**—Deben distinguirse en superficiales y profundas :

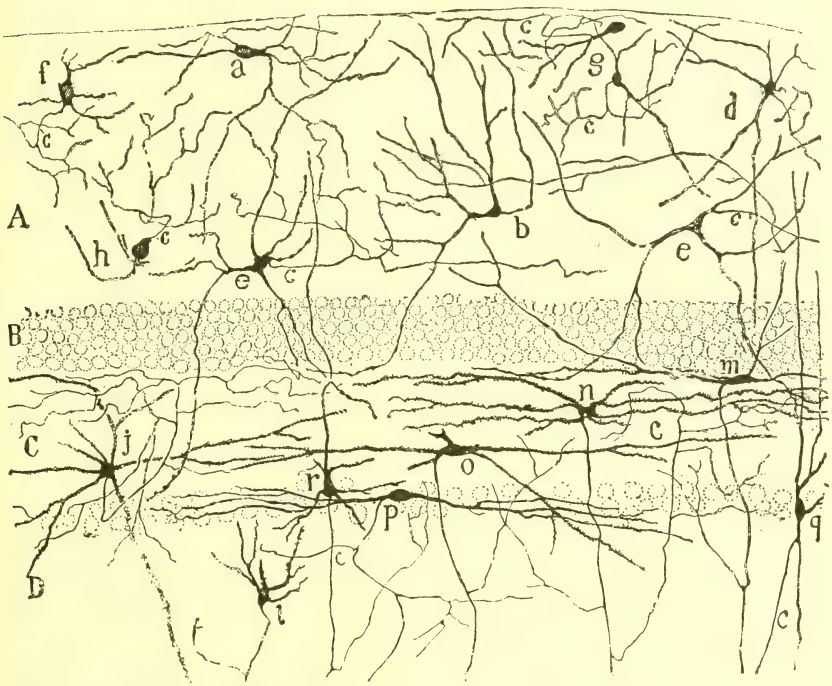


Fig. 793.—Corte de la *fascia dentata* del conejo de un mes.—*a*, pequeña célula de la capa molecular; *f*, *g*, *h*, *e*, células nerviosas de cilindro-eje corto; *j*, célula cuyo cilindro-eje corto se arboriza en la capa de las células polimorfas; *m*, *n*, *o*, *r*, *q*, *t*, células de cilindros-ejes descendentes; *p*, célula fusiforme horizontal. Método de Cox.

Las *superficiales*, de las que L. Sala da un dibujo bastante exacto, son piriformes, ovoideas ó fusiformes, de talla diminuta, exhibiendo finas expansiones protoplasmáticas, en su mayor parte horizontales y descendentes (fig. 793, *f*, *g*, *h*). La *prolongación nerviosa*, sumamente fina, se termina á poca distancia en la parte externa de la zona molecular, á beneficio de una arborización delicada y de corta extensión.

Las *células profundas* son más voluminosas, afectan una figura triangular ó estrellada y residen en la mitad inferior de la capa molecular

(figura 793, *e*). Sus ramas protoplasmáticas divergen en todos sentidos, dicotomizándose sucesivamente; entre ellas es frecuente ver una ó dos expansiones descendentes, que, después de cruzar la capa de los granos, se dispersan y acaban en la zona de las células polimorfas. La expansión funcional, más robusta que la de los corpúsculos superiores, afecta una dirección variable, descomponiéndose en numerosas ramas finas y varicosas que se extienden por la zona molecular. La mayor parte de estas ramitas nerviosas marchan paralelamente á la *fascia dentata*, alcanzando notable longitud y contribuyendo á complicar el plexo nervioso que comprende todo el espesor de la zona molecular.

Capa de los granos ó de las células ovoideas. — Consta esta zona en los pequeños mamíferos (conejo, rata, etc.) de varias hileras de corpúsculos apretados, tan pobres en protoplasma, que en las preparaciones al carmín, apenas muestran otra cosa que los núcleos. Estos elementos representan morfológicamente las pirámides de la corteza típica y asta de Ammon, pero poseen también rasgos especiales que autorizan á estimarlos como una variedad de células nerviosas. Carecen, en primer término, de expansiones protoplasmáticas basilares, ó si las poseen (como ha indicado recientemente Schaffer), es sólo de manera excepcional (1); no muestran tampoco tallo protoplasmático radiado, por lo que el penacho terminal espinoso sufre una suerte de anticipación de origen, brotando del mismo cuerpo celular. Exceptúanse, no obstante, los granos más profundos, que son también los más exíguos, los cuales exhiben un verdadero tallo radial, aunque exento de ramificaciones y de apéndices espinosos. Dicho penacho dendrítico espinoso y algo varicoso, llena con sus ramas toda la zona plexiforme, alcanzando algunas de ellas la misma superficie libre. Como se ve, nuestras observaciones, tocante á la forma, dimensiones, comportamiento de los apéndices protoplasmáticos y nervioso de los granos, confirman plenamente las descripciones de Golgi, L. Sala y Schaffer. Análoga disposición han visto Lugaro y Azoulay.

El *cilindro-eje* es descendente y fino, atraviesa flexuosamente la zona de las células polimorfas, gana en espesor al llegar á la capa molecular de las gruesas pirámides, y unas veces al nivel de éstas y otras en un plano más superior, se continúa con una fibra musgosa horizontal (figura 794, *f*).

No es raro ver dicho cilindro-eje dicotomizarse encima de las gruesas pirámides del híleo, marchando cada rama en dirección opuesta; una de ellas (por lo común la más delgada) camina hacia el interior del híleo, perdiéndose entre los cuerpos ó tallos de dichas células, y la otra se extiende hacia afuera, ó sea en la dirección de la región anterior del asta de Ammon (*h*).

(1) En el hombre, según ha mostrado Azoulay, son algo menos raras que en el perro y conejo.

Durante el paso de este cilindro-eje por la mitad externa de la zona de las células polimorfas (capa plexiforme ó molecular profunda) suministra cuatro, cinco ó más colaterales finas, flexuosas, varicosas, en ocasiones engruesadas por fuertes granos y aun por verdaderas rosáceas. Semejantes

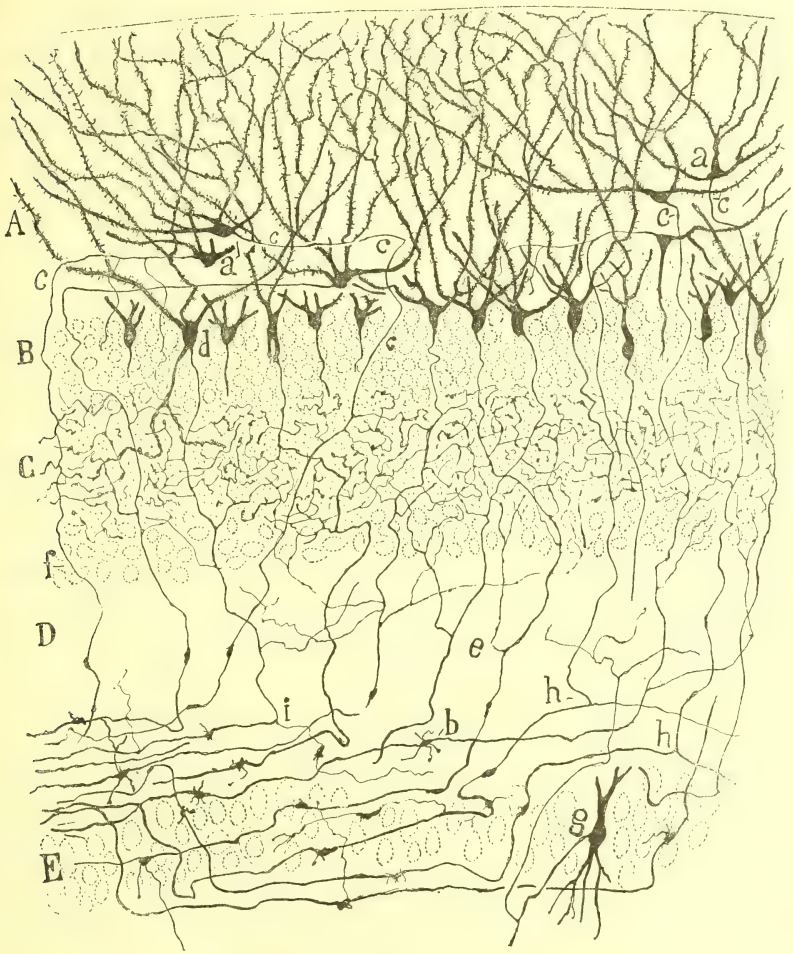


Fig. 794. — Corte de la *fascia dentata* y región del híleo del asta de Ammon. — A, capa molecular; B, capa de los granos; C, zona plexiforme ó parte superior de la de las células polimorfas; D, capa molecular del asta de Ammon; E, capa de las gruesas pirámides de este órgano; *a*, grano dislocado; *b*, fibra musgosa; *d*, grano con expansión protoplasmática descendente; *c*, cilindros-ejes; *e*, colaterales ascendentes de los cilindros-ejes de los granos; *f*, cilindro-eje de un grano dislocado; *h*, bifurcación del cilindro-eje de los granos; *i*, fina rama colateral inferior de una de estas expansiones.

colaterales, que han sido bien descritas por Golgi, Sala y Schaffer, constituyen en la porción externa de la capa de los corpúsculos polimorfos, un plexo tupidísimo (fig. 794, C) especialmente acumulado en torno de los

elementos de esta zona. En el trayecto ulterior del cilindro-eje las colaterales son muy raras; con todo, alguna vez se las observa, advirtiéndose que siguen un curso recurrente, acabando por ingresar en la zona de los corpúsculos polimorfos para colaborar en la construcción del mencionado plexo (fig. 794, *e*).

Como ha indicado L. Sala, el trayecto ulterior de estos cilindros-ejes (desde la zona molecular de las gruesas pirámides del híleo en adelante) presenta un aspecto varicoso, sumamente característico. En buenas impregnaciones del asta de Ammon del conejo de ocho días ó del conejillo de Indias recién nacido, se echa fácilmente de ver que no se trata solamente de excrecencias redondeadas ó irregulares, sino de acúmulos protoplasmáticos ya triangulares, ya estrellados, de cuyos ángulos brotan, unas veces apéndices divergentes cortos y groseros, otras hilos finos bastante largos acabados á favor de una nudosidad. En suma, aquí vemos reproducida de manera perfecta (acaso menos acentuadamente) la disposición que nosotros descubrimos en ciertas fibras ramificadas, las llamadas *musgosas* del cerebelo; por lo cual en adelante y para evitar perífrasis, aplicaremos esta misma designación á los cilindros-ejes de los granos de la *fascia dentata*. En algún caso, de dichos espesamientos parte una fibra descendente terminal que alcanza hasta la parte inferior del cuerpo de las gruesas pirámides acabando libremente.

El método del nitrato de plata reducido tiñe de café obscuro los citados espesamientos, acreditando su existencia real en el adulto donde alcanzan todavía desarrollo mayor que en los animales jóvenes.

¿Dónde terminan las fibras musgosas de la *fascia dentata*?

Según L. Sala, dichas fibras dirígense hacia la parte gruesa del asta de Ammon, donde constituyen un robusto haz, que caminaría por encima de las pirámides gigantes, para bifurcarse al nivel del borde supero-anterior de la *fascia dentata* y formar dos corrientes: una inferior, que se pierde en las fibras del *alveus* y fimbria; otra superior, que origina el fascículo blanco superficial de la *fascia dentata* y *zona nuclearis* del asta de Ammon. La corriente del álveo ha sido también descrita y dibujada por Lugaro.

En opinión de Schaffer, todos los cilindros-ejes de los granos, una vez llegados á las gruesas pirámides del híleo, serpentearían, ya por encima, ya por debajo de éstas para dirigirse hacia, adelante, es decir, hacia la región del asta de Ammon subyacente á la fimbria, donde constituirían, doblándose repentinamente, un manojo longitudinal, colocado por cima de las gruesas pirámides, en una región que podría llamarse *vacuolada* por presentarse sembrada en los cortes teñidos al carmín ó hematoxilina, de numerosos huecos ó vacuolas. Esta región suprapiramidal ha sido ya notada y distinguida por los autores y corresponde á la *capa lucida* de Honeggers.

Los resultados de nuestras observaciones recaídas en varios centenares de cortes perfectamente teñidos, coinciden completamente con la des-

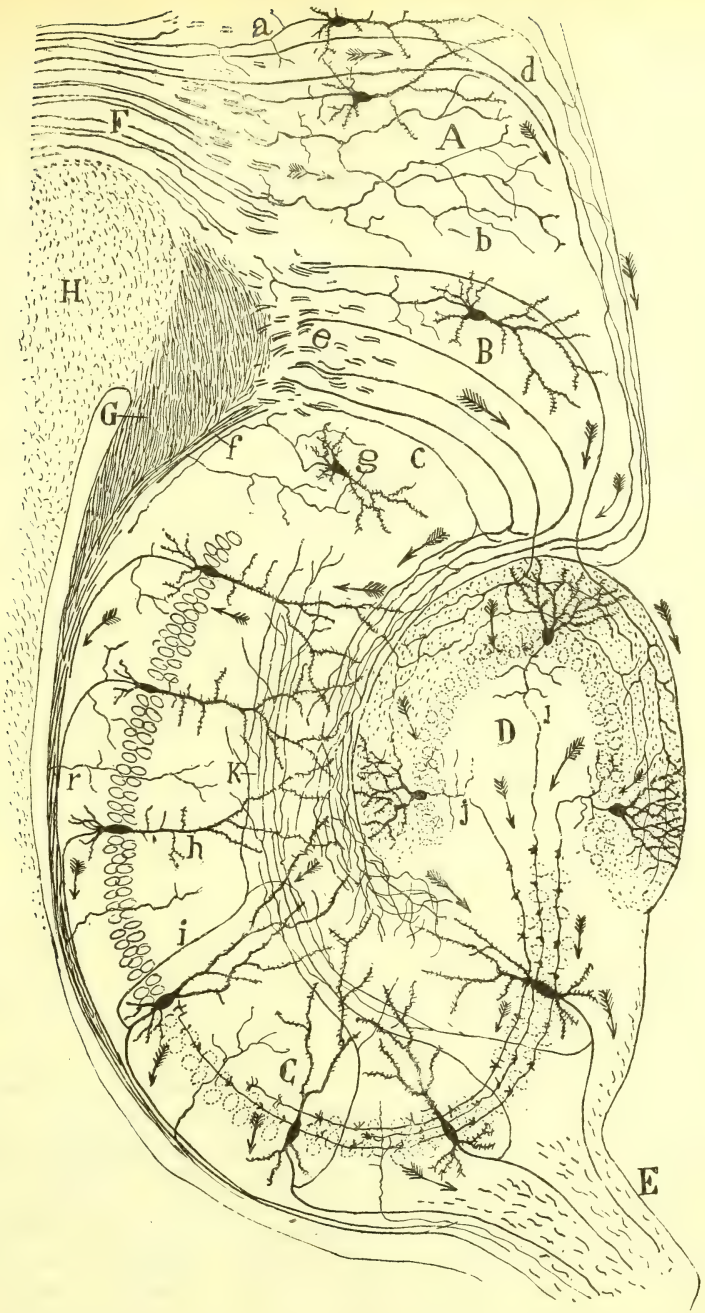


Fig. 795.—Esquema de la estructura y conexiones del asta de Ammon.—A, ganglio de la punta occipital; B, subículo; C, asta de Ammon; D, fascia dentata; E, fimbria; F, cíngulo; G, cordón esfeno-amónico cruzado; H, cuerpo calloso; *a*, axones penetrantes en el cíngulo; *b*, fibras cingulares terminales en el foco de la punta occipital; *c*, fibras esfeno-amónicas perforantes; *d*, fibras cingulares perforantes; *e*, plano de las fibras esfeno-amónicas superiores; *g*, célula del subículo.

cripción de Schaffer. En nuestro concepto, todos los cilindros-ejes de los granos, sin excepción (para Sala algunos se comportarían como los de las células sensitivas de Golgi), descienden sin perder su individualidad á la capa de las gruesas pirámides (región inferior del asta de Ammon) en donde marchan reunidos en fascículos horizontales, ya por entre los cuerpos de éstas, ya por debajo de sus bases, pero sobre todo por entre el arranque de sus tallos radiales. Fórmase en estos sitios un plexo apretadísimo, cuyas mallas están ocupadas por las pirámides ó sus tallos, plexo que se prolonga hasta más allá del nivel de la fimbra, terminando bruscamente en el comienzo de las pirámides pequeñas (región superior del asta de Ammon); en este punto casi todas las fibras musgosas se hacen longitudinales.

Un examen minucioso de este interesante plexo, tal y como aparece en los cortes paralelos á la zona de las gruesas pirámides, revela algunos detalles importantes: en primer término, el camino de las fibras musgosas no es directo hacia adelante, sino que presenta grandes flexuosidades para acomodarse á las convexidades é irregularidades de las pirámides; en segundo lugar, dichas fibras no se limitan á pasar por cima de estos corpúsculos, sino que se encajan ó incrustan en las irregularidades ó escotaduras que, según más atrás expusimos, exhibe una parte del cuerpo y sobre todo el tallo ascendente de los mismos.

Es frecuente ver fibras que descienden hasta el *alveus*, trazando inflexiones en escalera; pero si se las persigue suficientemente se advierte que todas sin excepción suben nuevamente para ingresar en la zona vacuolada del asta de Ammon y constituir el manojo longitudinal de Schaffer. Jamás se logra seguir una fibra musgosa, ni hasta las fibras de la fimbria, ni hasta la zona lacunosa del asta de Ammon. El método del nitrato de plata reducido, que tiene la propiedad de colorear á veces exclusivamente dicho haz, revela también esta situación especial de las fibras musgosas, así como la falta de conexión con la substancia blanca.

¿Pero cómo terminan estos conductores?

Nuestras investigaciones prueban que ni por el centro ni por los extremos del asta de Ammon, ganan las fibras musgosas la substancia blanca, sino que se limitan á entrar en contacto con los cuerpos y tallos de las gruesas pirámides. En nuestro sentir, todo el largo itinerario del axon de los granos, representa una verdadera arborización terminal. Parecer semejante, con ligeras diferencias, adopta Kölliker.

Las principales consideraciones que nos han movido á pronunciarnos en tal sentido son : 1.ª, las fibras musgosas carecen de mielina, circunstancia que ya han señalado L. Sala y Schaffer; 2.ª, las fibras musgosas del cerebelo, muy semejantes á las precedentes, representan arborizaciones terminales; 3.ª, no existe fibra musgosa que tarde ó temprano no se ponga en íntimo contacto con cuerpos ó tallos de las gruesas pirámides, y, recíprocamente, no hay gruesa pirámide que no se conexione al nivel de sus excrecencias verrugosas con un número considerable de fibras musgosas; 4.ª, en todas las alturas del asta de Ammon, la región de las gruesas pirámides tiene enfrente la concavidad de la *fascia dentata*, como si ambas regiones constituyesen un todo anatómico y funcional invariable.

De las anteriores consideraciones se deriva una conclusión importante : que los granos de la *fascia dentata* poseen rasgos específicos que les

separan de las pirámides cerebrales, toda vez que no representa un sistema de neuronas de axon largo, sino una categoría especial de corpúsculo de axon semilargo, destinado á conducir, según veremos más adelante, al cuerpo y tallo de las gruesas pirámides, las excitaciones olfativas aportadas por la vía esfeno-amónica.

Capa de las células polimorfas. — Esta zona, que Schaffer ha comparado acertadamente con la del mismo nombre de la corteza cerebral, limítase hacia la superficie por la hilera más profunda de los granos, y por abajo toca y se adhiere íntimamente á la capa molecular ó plexiforme de la porción terminal adelgazada del asta de Ammon.

La zona de las células polimorfas puede subdivirse en tres estratos secundarios que son, de afuera á adentro: *capa limitante* ó de las células

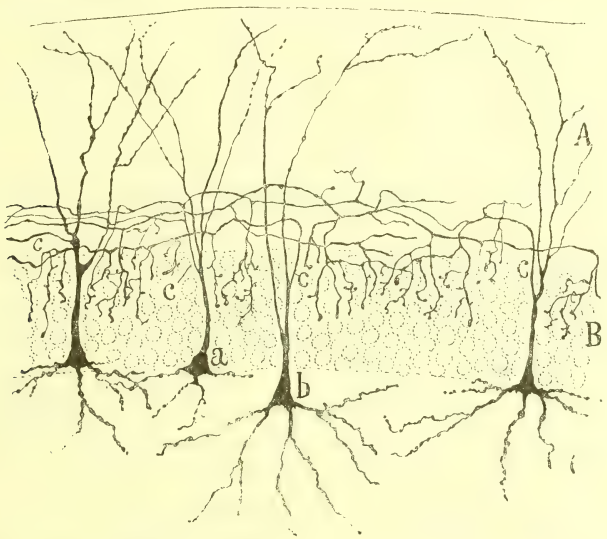


Fig. 796.—Corte de la *fascia dentata* del conejo de un mes. Método de Cox.—*a* y *b*, cuerpos celulares; *c*, cilindros-ejes. A, capa molecular; B, capa de los granos.

piramidales, *capa media ó plexiforme*, *capa profunda* ó de las células fusiformes. Excepto la *limitante*, que está en gran parte confundida con la de los granos, estas subzonas aparecen más ó menos correctamente separadas en los cortes teñidos al carmín ó hematoxilina. En ellos se muestra la subzona media, ancha, de aspecto plexiforme y pobre en células, mientras que la subzona inferior se revela como una faja estrecha compuesta de corpúsculos fusiformes ó estrellados arreglados en una ó dos hileras desiguales.

Subzona limitante. — Contiene una hilera discontinua de corpúsculos que pueden distinguirse en dos especies: células de cilindro-eje ascendente y células de cilindro-eje descendente.

a) Las células de cilindro-eje ascendente, descubiertas por nosotros, poseen caracteres muy típicos. Afectan forma piramidal, con la base inferior enclavada en la parte externa de la zona de células polimorfas y el cuerpo y tallo radial alojado entre los granos (fig. 796, *a*, *b*). En ellas hay que considerar el tallo ó tallos periféricos, las expansiones basilares y el cilindro-eje.

El *tallo radial* es grueso, casi liso, penetra perpendicularmente en la capa de los granos, y, ya en ésta, ya en plano más periférico, se divide en dos ó más ramas lisas que se separan en ángulo agudo y terminan, después de tornarse varicosas, en lo alto de la capa molecular. No es raro ver el tallo radial dividirse, en su mismo arranque, en dos gruesas ramas ascendentes lisas que conservan su individualidad hasta el remate superior. A veces, los dos tallos ascendentes dimanan de puntos algo distantes del cuerpo celular, con lo cual éste adquiere, en vez de la forma piramidal típica, una figura más ó menos estrellada (fig. 796, *d*).

Las *expansiones basilares* son tres ó más, siendo frecuente ver que dos proceden de los lados y una del centro de la base celular. Estas ramas se distinguen por un aspecto fuertemente varicoso, y por su relativa cortedad, y se terminan en la limitante misma, menos la central que puede bajar más.

El axon nace pocas veces del cuerpo celular; lo común es que proceda, ora de la parte lateral del tallo ascendente, ora del paraje en que éste aborda la capa molecular. Durante su curso ascendente, dicha expansión funcional es delgada y no suministra colaterales; pero en cuanto gana la parte más profunda de dicha zona, adquiere mayor espesor y se dobla bruscamente para correr horizontalmente, durante grandísimo trecho, por encima de los granos. En ciertos casos, al nivel de su inflexión, el cilindro-eje se bifurca, apartándose las ramas en opuesta dirección. Estas ramas, tras un curso, á menudo larguísimo y flexuoso, se descomponen en una arborización varicosa descendente que se pierde entre los granos subyacentes; mientras que de su trayecto horizontal proceden, en ángulo recto, numerosas colaterales descendentes que, dividiéndose y subdividiéndose repetidamente, acaban por resolverse en ramúsculos varicosos libremente terminados en los intersticios de la zona de los granos.

Del conjunto de las ramas gruesas y de los ramúsculos terminales de los cilindros-ejes ascendentes, se forman dos plexos nerviosos de gran riqueza y complicación : uno, *supragranular*, situado en el cuarto inferior de la zona molecular y constituído por la reunión y entretejimiento de multitud de ramas nerviosas horizontales; otro, *intergranular*, mucho más fino y tupido, compuesto del entrecruzamiento de los infinitos ramúsculos secundarios y terciarios de las ramas horizontales. Este último plexo no abarca todo el espesor de la zona de los granos, sino la mitad ó los dos tercios externos; y es tan tupido, que en los cortes bien teñidos

por el método de Cox ó el de Golgi, aparece como un fieltro apretadísimo en cuyos huecos ovoideos y claros se alojan los cuerpos de los granos. Hacia abajo el plexo ofrece más laxitud y se termina por multitud de hilitos varicosos descendentes ú oblícuos, acabados por una intumescencia (fig. 796 y 797 *m*, y sobre todo la 798, B).

Por lo demás, estos corpúsculos se colorean bien mediante el nitrato de plata reducido, ostentando un armazón rico en neurofibrillas. No así los granos, cuyo armazón hasta hoy no hemos logrado colorear.

b) *Las células de cilindro-eje descendente* son mucho más raras que las precedentes; su figura es estrellada ó fusiforme, y sus apéndices pro-

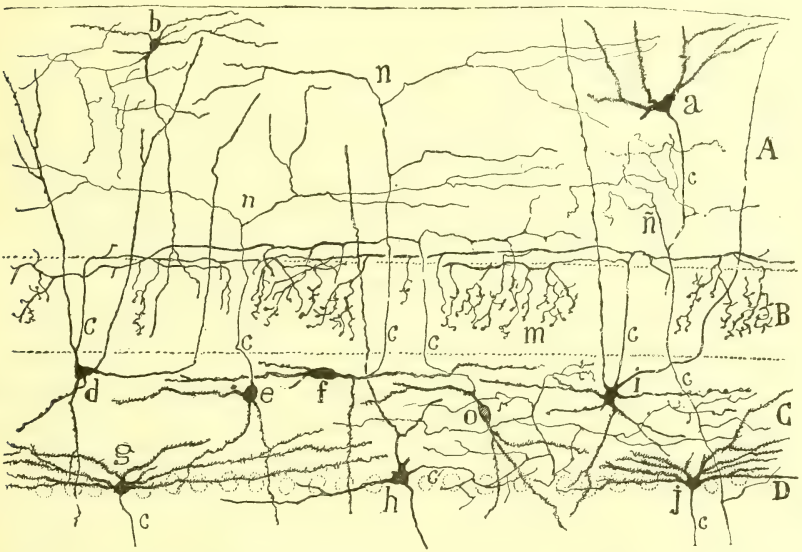


Fig. 797.—Corte de la *fascia dentata* del conejo de ocho días. Método de Golgi.—A, capa molecular; B, capa de los granos; C, subzona plexiforme; D, subzona de las células irregulares; *a*, grano dislocado; *b*, célula de cilindro-eje corto; *d*, célula de cilindro-eje ascendente ramificado entre los granos; *e*, *f*, otras cuyas expansiones nerviosas se arborizan en la capa molecular; *h*, célula de cilindro-eje corto; *j*, *g*, células de prolongación nerviosa descendente.

toplasmáticos marchan más ó menos horizontales. En cuanto al axon, baja á través de las zonas subyacentes é ingresa en el *alveus*.

Subzona plexiforme.—Espesa; de aspecto plexiforme en las preparaciones teñidas al carmín, contiene esparcidos irregularmente tres especies de corpúsculos nerviosos: células de cilindro-eje ascendente; células de cilindro-eje descendente; células de cilindro eje corto ó sensitivas de Golgi.

a) *Las células de cilindro-eje ascendente* son de forma varia, dominando la globulosa con expansiones divergentes (fig. 797, *d*, *o*, *e*). Excepcionalmente afectan figura en huso, dirigido ya vertical, ya oblícua-

mente (fig. 797, *f*). Los apéndices protoplasmáticos divergen en todos sentidos, ramificándose en el espesor de la zona plexiforme; uno de ellos suele repartirse en la molecular.

En cuanto al axon, cruza la capa de los granos, aborda la molecular, y á distintas alturas de ésta, se bifurca para producir una extensa ramificación de ramitas horizontales (fig. 797, *n*). Los cilindros-ejes, cuya bifurcación ó ramificación ocurre en el cuarto inferior de la zona molecular, contribuyen á formar el plexo que en este paraje existe, y pueden suministrar ramificaciones descendentes para el plexo intergranular.

b) *Las células de cilindro-eje descendente* residen en todo el espesor de la subzona media ó plexiforme, aunque abundan más hacia su mitad profunda. Exhiben aspecto fusiforme ó estrellado, y sus expansiones protoplasmáticas, notables por su gran longitud y aspecto velloso, marchan por lo común horizontalmente sin invadir jamás la zona de los granos. El axon, que es robusto, baja casi rectilíneamente hasta la región del hileo, y se continúa con una fibra del *alveus*; en su trayecto por la región subyacente (zona molecular superpuesta á las grandes pirámides del asta de Ammon), emite una, dos ó tres colaterales finas recurrentes, que, ascendiendo hasta la subzona plexiforme de la *fascia dentata*, se terminan en ésta por una extensa ramificación varicosa.

c) *Células de cilindro-eje corto.*— De forma estrellada, sus expansiones protoplasmáticas marchan en todos sentidos; y el axon, de dirección variable, á menudo algo horizontal, se resuelve en un número considerable de ramitas varicosas, que contribuyen á complicar el plexo intercelular de la subzona plexiforme.

Subzona de las células fusiformes. — Es la capa límite de la *fascia dentata* y se relaciona por abajo con la zona molecular de las gruesas pirámides del asta de Ammon. Contiene esta subzona varios tipos celulares: los corpúsculos estrellados de cilindro-eje descendente; los fusiformes de cilindro descendente; y células estrelladas ó sensitivas de Golgi, de amplia arborización nerviosa.

a) *Las células estrelladas ó triangulares*, son aplastadas en sentido vertical, y sus expansiones protoplasmáticas, muy numerosas y dicotomizadas, marchan de preferencia en el mismo sentido que la zona en que habitan, ramificándose por el espesor de la subzona plexiforme. El cilindro-eje es grueso (fig. 797, *g*, *j*); desciende en seguida á través de la zona molecular del asta de Ammon, y después de emitir alguna colateral recurrente, cruza las gruesas pirámides é ingresa en el *alveus*.

b) *Células fusiformes horizontales.*— Son corpúsculos de mediano tamaño, situados concéntricamente en el confin inferior de la zona de las células polimorfas; de sus polos surgen expansiones, primero simples, luego ramificadas, que se pierden en el espesor de la subzona que estudiamos. El cilindro-eje es descendente, incorporándose al *alveus*. En su ca-

mino suministra para la zona molecular del asta de Ammon, ó acaso también para zonas más altas, dos ó tres colaterales delicadas. Por lo demás, estas células fusiformes han sido ya mencionadas por Sala y Schaffer, pero sin precisar su situación, ni haber puesto en claro el comportamiento del cilindro-eje.

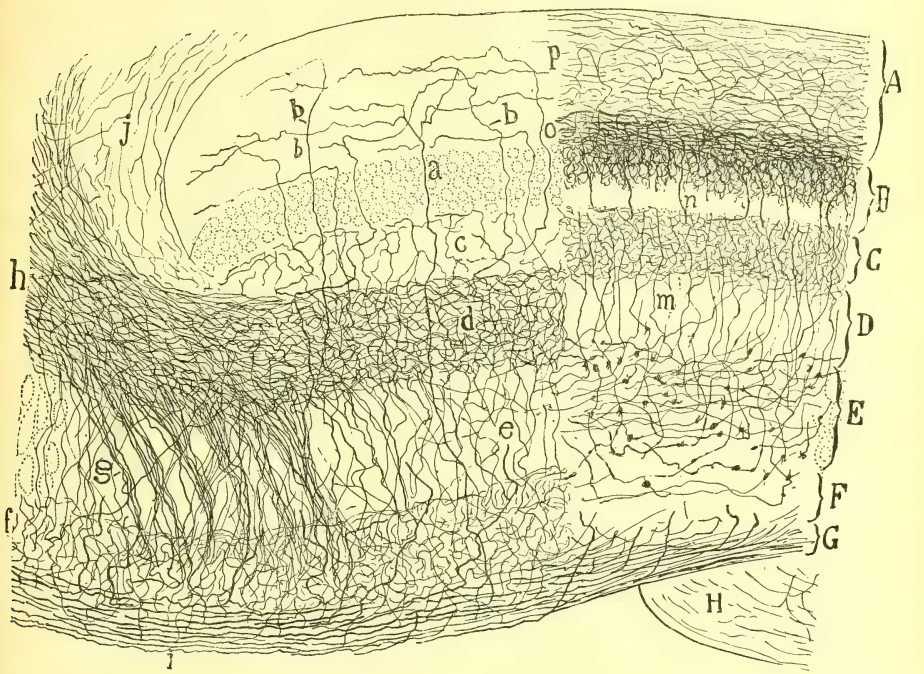


Fig. 798.—Fibras nerviosas de la *fascia dentata* y asta de Ammon subyacente. Método de Golgi. Conejo de diez días. A, capa molecular de la *fascia dentata*; B, capa de los granos; C, capa de los corpúsculos polimorfos; D, capa molecular del asta de Ammon (región del hileo); E, capa de las gruesas pirámides, cruzada por las fibras musgosas: F, *stratum oriens*; G, substancia blanca, continuación del álveo; *a*, fibras probablemente terminales para la zona molecular; *b*, colaterales de la substancia blanca; *c*, colaterales de la substancia blanca para la subzona plexiforme de la *fascia dentata*; *d*, plexo de colaterales en la capa molecular del asta de Ammon; *e*, *g*, colaterales que cruzan las gruesas pirámides; *f*, colaterales para el *stratum oriens*; *i*, *alveus*; *m*, cilindros de los granos y su plexo superpuesto de colaterales; *o*, plexo nervioso supra é intergranular.—Nota: la izquierda de la figura contiene las colaterales y terminales de la substancia blanca, y la parte derecha los plexos formados por los cilindros-ejes (y colaterales de éstos), pertenecientes á las células nerviosas autóctonas de la *fascia dentata*.

c) *Células triangulares ó estrelladas de cilindro-eje corto.*—Tal aparecía el corpúsculo representado en *h*, figura 797. Hacia lo alto, dirigía un apéndice protoplasmático, que se terminaba en la parte superior de la capa molecular, y de un lado nacía un cilindro-eje que no tardaba en consumirse en numerosas ramitas destinadas á la subzona plexiforme. Como podrá verse en la fig. 798, *b*, ciertos cilindros-ejes, cuyas ramas radiadas

se esparcen por la zona molecular, provienen verosímilmente de estos mismos, ó de una variedad muy próxima de estos corpúsculos.

Fibras nerviosas de la capa molecular de la fascia dentata. — Esta zona contiene un número infinito de ramificaciones nerviosas finas, más ó menos horizontales, que constituyen un plexo tupidísimo, cuyas mallas rellenan las expansiones protoplasmáticas de los granos y las de algunos corpúsculos de la zona de las células polimorfas. Estas fibras son endógenas y exógenas. Las *endógenas* proceden de : 1.°, ramificaciones terminales nerviosas de los corpúsculos yacentes en la misma zona molecu-

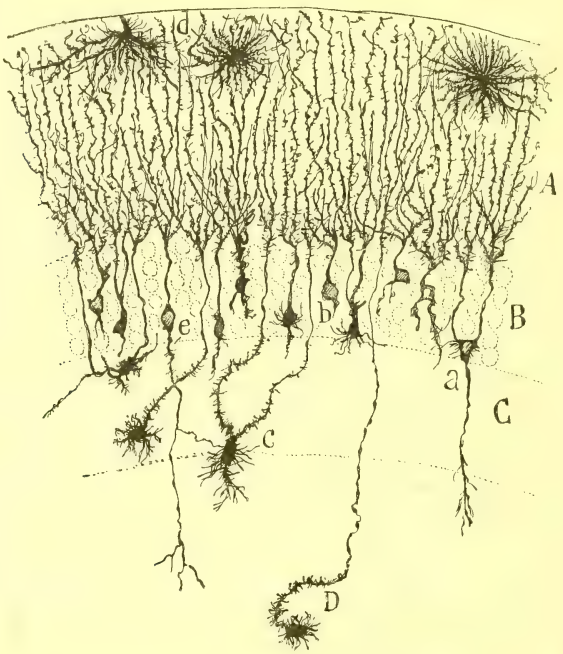


Fig. 799.—Células neuróglicas de la *fascia dentata* del conejo recién nacido. Método de Golgi.—A, capa molecular ; B, capa de los granos ; C, zona de los corpúsculos polimorfos ; D, región del asta de Ammon; *a*, célula neuróglica con expansión descendente ; *b*, otra piriforme ; *c*, célula más profunda ; *e*, célula fusiforme ; *d*, células en araña.

lar ; 2.°, ramitas colaterales de la expansión nerviosa de algunos granos dislocados; 3.°, ramas terminales nerviosas de las células de cilindro-eje ascendente; 4.°, ramas terminales de cilindros-ejes del tipo sensitivo de Golgi, cuyas células de origen yacen en la zona de los corpúsculos polimorfos; 5.°, fibras nerviosas colaterales y terminales de la substancia blanca del álveo.

Las fibras *exógenas*, de las cuales trataremos más adelante, son tubos terminales del *alveus* y conductores de la vía esfeno-amónica. En la figura 798, A, mostramos la riqueza extraordinaria de los plexos nerviosos

formados en la capa plexiforme superficial de la fascia dentata por la arborización terminal de tantos conductores endógenos y exógenos.

Neuroglia de la fascia dentata (fig. 799, B).—Contiene la *fascia dentata* dos especies de células neuróglicas: las estrelladas y las fusiformes ó alargadas.

Las *estrelladas* yacen de preferencia en el limbo periférico de la capa molecular; han sido bien estudiadas por Sala que ha comparado oportunamente estos corpúsculos con los que se ven en la zona molecular de la corteza típica (*d*).

Las *células fusiformes* ó alargadas residen entre los granos, pero más especialmente por debajo de éstos, constituyendo una ó dos hileras irregulares (fig. 799, *e*, *b*). Estos corpúsculos se impregnan fácilmente en el conejo recién nacido, y por su forma y dirección, pueden compararse con los alargados de la zona de los corpúsculos de Purkinje del cerebelo. Los hay ovoideos, provistos de una sola expansión radial que, penetrando en la capa molecular, se descompone en un penacho de hilos, fuertemente varicosos y guarnecidos de excrecencias laterales; otros son fusiformes ó triangulares, prolongándose inferiormente con uno ó dos apéndices cortos, groseros, fuertemente varicosos y emitiendo hacia la periferia un tallo radial arborizado en forma de escoba.

En el conejo recién nacido, la misma zona plexiforme de la *fascia dentata* y aun las regiones más hondas correspondientes á la corteza de la porción adelgazada del asta de Ammon, contienen dichas células neuróglicas alargadas; lo que prueba que los corpúsculos fusiformes de la capa de los granos no son otra casa que células epiteliales emigradas del *alveus*. Por lo demás, tales elementos se comportan periféricamente como los otros, pues envían á la zona molecular un penacho de fibras varicosas ascendentes (fig. 799, *c*, D). En el conejo de diecinueve días, las células neuróglicas del estrato de los granos pierden en gran parte sus apéndices ó apéndice descendente, quedando el cuerpo y expansión radial con su forma y aspecto primitivos con leves variantes. Creemos que las células neuróglicas fusiformes se conservan en el adulto.

VÍAS AFERENTES Y EFERENTES DEL ASTA DE AMMON Y FASCIA DENTATA

El asta de Ammon y la fascia dentata reciben: una gran vía sensorial ó centrípeta, la *esfeno-amónica* terminada en la capa plexiforme superficial de ambos centros; una *vía comisural ó interamónica*, nacida verosímilmente del asta de Ammon y fascia dentata contralaterales. Pero en dichos centros existen también dos vías centrífugas, á saber: la *fimbria* prolongada ulteriormente con las *columnas anteriores del fornix*, y la

porción inicial de la citada comisura interamónica ó *psalterium ventral*. Examinemos el origen y terminación de tan importantes sistemas centrípetos y centrífugos.

VÍA ESFENO-AMÓNICA Ú OLFATIVA TERCIARIA

Desconocida en su origen y terminación por los neurólogos, ha sido objeto de atento examen por nosotros en los pequeños mamíferos y singularmente en el ratón, en donde hemos puesto de manifiesto un hecho de alguna importancia, á saber: *que el asta de Ammon no recibe las co-*

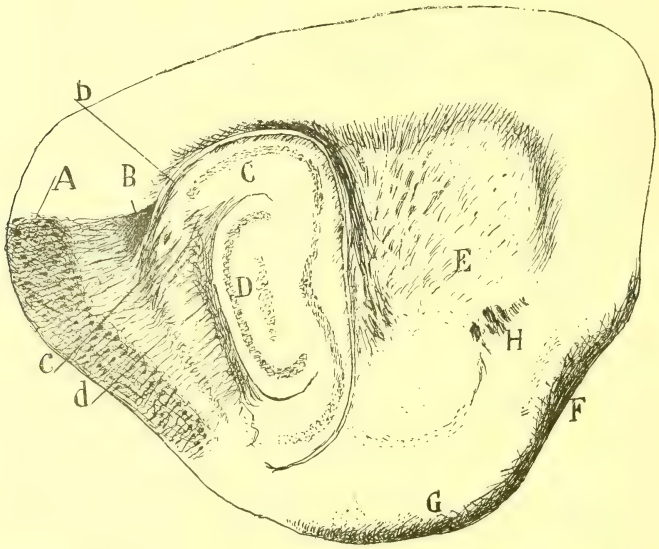


Fig. 800.—Corte sagital muy lateral del encéfalo del ratón.—A, centro superior de la corteza olfativa esfenoidal; B, cordón angular ó cruzado; C, porción superior del asta de Ammon; D, fascia dentata; E, cuerpo estriado; F, raíz olfativa externa; G, corteza olfativa esfenoidal; H, comisura anterior; *c*, *d*, haces perforantes superiores del asta ó vía esfeno-amónica directa; *b*, vía esfeno alvear.

rrientes olfativas, según se había supuesto hasta aquí, del cerebro frontal y por intermedio del tabique transparente, sino de lo alto del lóbulo piriforme ó corteza esfenoidal superior, de donde surge una robustísima vía, cuyas fibras emplazadas en el ángulo subicular, y cruzando sucesivamente la corteza de éste, asaltan las capas plexiformes del asta de Ammon y fascia dentata, donde se arborizan entrando en contacto con el penacho terminal de los granos (fascia) *y pirámides amónicas.*

La gran *vía esfeno-amónica* consta de tres formaciones ó cordones: el *cordón angular ó cruzado* (llamámosle *angular* por estar emplazado en el fondo del pliegue subicular); los *manojos perforantes* ó *vía esfeno-amónica directa* y la *vía esfeno-alvear.*

Cordon angular ó vía esfeno-amónica comisural.—Cuando se examinan cortes sagitales del cerebro de un pequeño mamífero, previa coloración con el método de Weigert ó el de Golgi, aparece en la substancia blanca del subículo, por debajo de la prolongación lateral del rodete del cuerpo calloso y encima del asta de Ammon, un robustísimo y bien limitado cordón de sección triangular, y cuyas fibras destacan de las callosas por ser más espesas y de las cingulares y esfeno-amónicas perforantes por ser algo más delgadas (fig. 801 y 802, B).

Este cordón marcha en dirección transversal y algo oblícua de abajo á arriba, desde la corteza esfenoidal caudal ó superior, hasta la línea

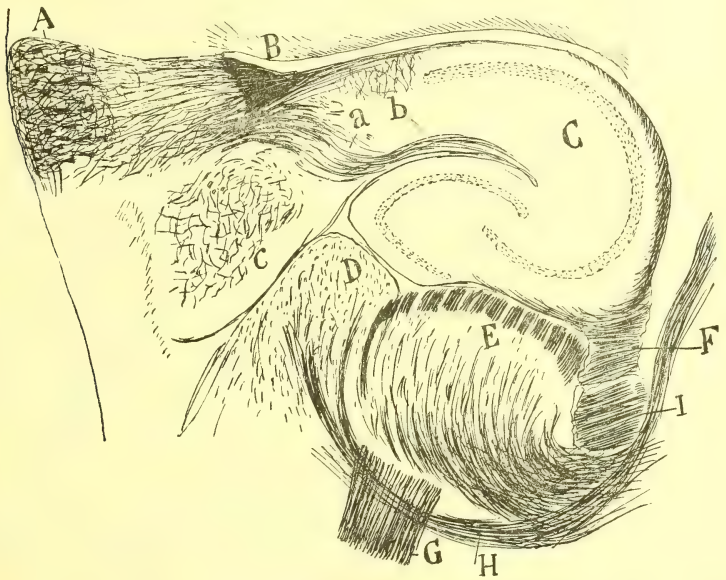


Fig. 801. — Corte sagital muy lateral del cerebro del asta de Ammon y ratón de ocho días. — A, borde lateral y cabo alto del foco angular ó esfeno amónico ; B, cordón amónico cruzado ; C, asta de Ammon ; D, cuerpo geniculado interno ; E, geniculado externo ; *a*, vía esfeno-amónica perforante ascendente.

media, en la cual se instala por debajo del rodete del cuerpo calloso, encima de la porción terminal del asta de Ammon, constituyendo, en fin, una gran parte, si no la totalidad de lo que Ganser y Kölliker han llamado *psalterio dorsal*. La determinación del origen y curso de tan importante vía, es facilísima de hacer en los cortes sagitales del cerebro del ratón de pocos días. Según mostramos en las figs. 800, B y 801, B, que reproducen un corte sagital muy lateral, las fibras de dicho cordón representan la continuación de los axones del cabo superior del foco angular ó esfeno-occipital (A). Este paraje del ganglio posee una textura más fina y apretada que la del resto de la corteza, procediendo de él numero-

sísimos axones, los cuales marchan primeramente en línea recta hacia adelante, y llegados que son cerca del ángulo ventricular, se doblan para dirigirse hacia adentro y arriba. Merced á este cambio de dirección, los cortes sagitales presentan tales fibras cortadas de través ú oblícuamente. La continuación de los citados axones con los tubos del cordón esfeno-comisural ó angular, se verifica, comunmente por simple inflexión ; no es rara, empero, la división en dos ramas : una gruesa formadora del referido cordón, y otra dirigida hacia afuera cuyo destino no hemos determinado.

Cuando los cortes sagitales son más internos (fig. 802, B), el ganglio angular ha desaparecido ya, y la vía esfeno-amónica cruzada constituye un haz de sección triangular, que continúa emplazado en el ángulo ventricular, bajo el cual se ha corrido un poco hacia adelante, abandonando por completo la pared ependimal externa y cubriendo la frontera pro-

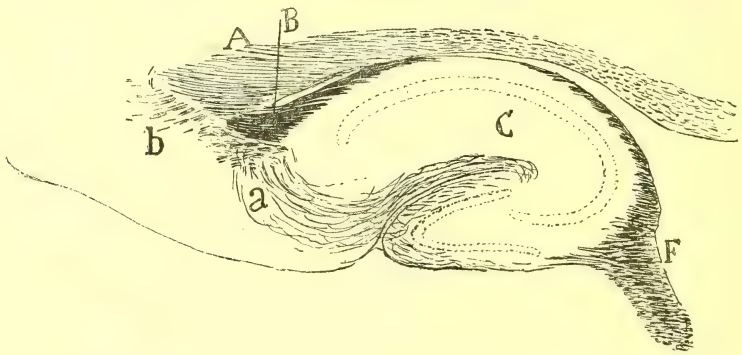


Fig. 802. — Otro corte sagital más interno del asta de Ammon y cordón angular ó esfeno-amónico cruzado.—A, cuerpo calloso ; B, haz esfeno-amónico cruzado ; C, asta de Ammon; F, fimbria; *a*, fibras esfeno-amónicas perforantes directas.

funda del subículo y una pequeña parte del álveo. Cuanto más nos acercamos á la línea media, más se prolonga el triángulo representado por el perímetro de dicho cordón, y más terreno ganan sus fibras por encima del álveo (fig. 803, B).

Finalmente, en los cortes que pasan por la línea media ó cerca de ella, el cordón angular se presenta aplastado de abajo á arriba, adherido al cuerpo calloso, del cual se separa por algunas fibras del *fornix longus* de Forel, y extendido inferiormente por una gran parte del álveo ó frontera superior del asta de Ammon rudimentaria en este paraje (fig. 805, B).

Terminación lateral de la vía angular ó cordón esfeno-amónico cruzado. — Llegado este cordón á la altura del ganglio presubicular, y particularmente á las regiones más posteriores é inferiores de éste, desprénden se de él algunos tubos robustos, ya terminales, ya colaterales, los cuales penetran en la corteza de dicho foco y engendran entre las células

aquella arborización tupida y complicada, de que ya nos hemos ocupado (fig. 804, C). Semejantes conductores terminales, que no representan sino una porción de la vía angular, parecen venir en su mayoría ó ex-

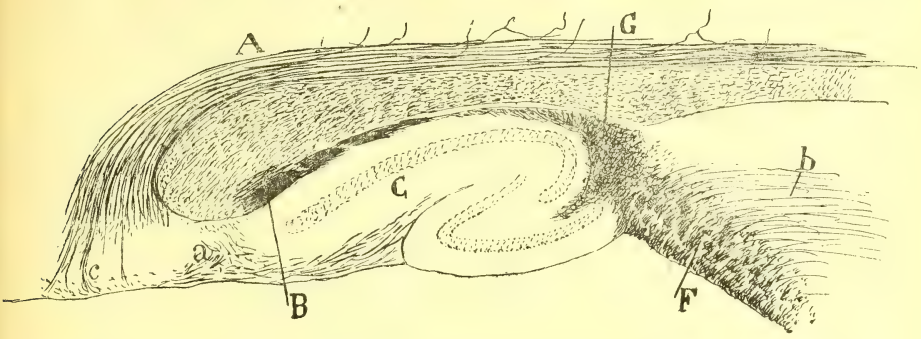


Fig. 803.—Corte sagital que pasaba á lo largo del cíngulo.—A, cíngulo; B, cordón angular ó cruzado; C, asta de Ammon.

clusivamente de la línea media. Y como el plano de la mencionada vía recibe también axones nacidos en las células piramidales del presubícu-

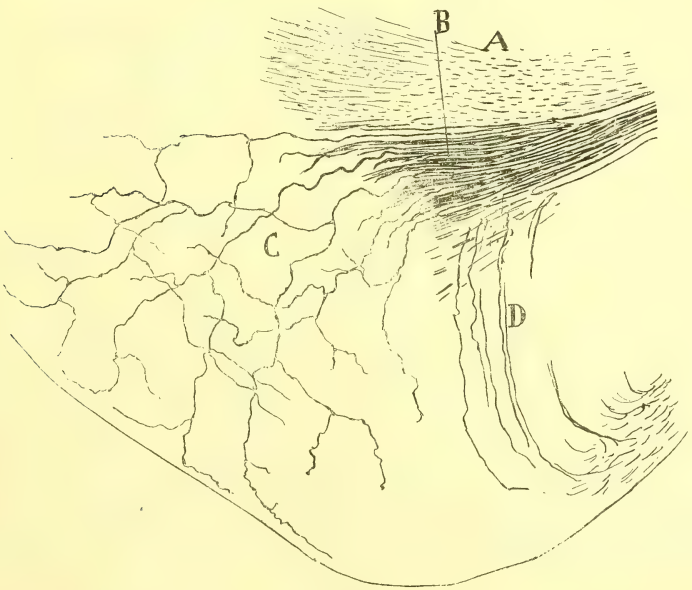


Fig. 804. — Corte sagital del subículo y presubículo del ratón de cuatro días. — A cuerpo calloso; B, cordón angular; C, foco precomisural; D, haces esfeno-amónicos perforantes.

lo, las cuales marchan en gran parte hacia adentro; no sería de extrañar que las mencionadas fibras, arborizadas en la corteza presubicular,

representaran axones centrípetos emanados del foco homónimo contralateral.

Otra parte importante del cordón esfeno-amónico cruzado se adosa al plano de las fibras esfeno-amónicas directas, entre cuyos haces se pierden, siendo probable que se terminen en el asta de Ammon, del mismo modo que la vía esfeno-amónica homolateral.

En fin, añadamos aún que en el punto de su arranque, dentro del ganglio olfativo esfenoidal superior, se observan siempre, según dejamos consignado (véase la figura 774, *b*, *d*), fibras centrípetas, es decir, arborizadas en el plexo nervioso intermediario de este foco. Tales conductores, no muy numerosos, tienen su punto de terminación en el conglomerado celular superior de dicho ganglio, paraje de donde emana también la mayoría de las fibras de la vía esfeno-amónico cruzada.

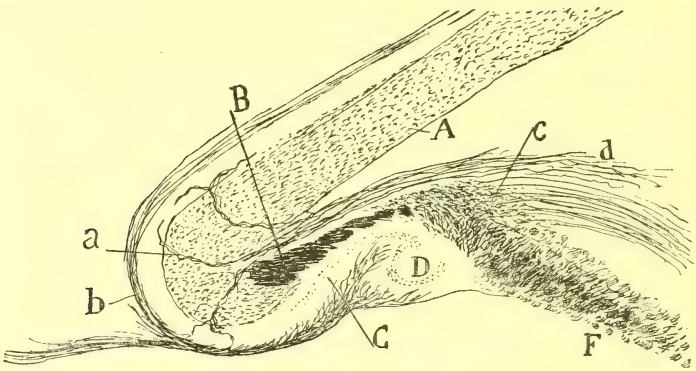


Fig. 805.—Corte sagital próximo á la línea media.—A, cuerpo calloso; B, psalterio dorsal; *b*, nervios de Lancisio; C, asta de Ammon; D, fascia dentata.

En suma, del conjunto de nuestras observaciones sobre el paradero de las fibras de la vía angular ó cruzada, aparece muy verosímil que este importante cordón transversal consta de tres categorías de conductores por lo menos: fibras comisurales del presubículo, fibras comisurales del foco esfenoidal superior y fibras esfeno-amónicas cruzadas. Claro es que en el estado actual de la cuestión resulta imposible puntualizar el *quantum* proporcional de todos estos conductores, ni el paraje preciso que ocupan en la sección del gran cordón angular.

La vía esfeno-amónica cruzada que dejamos descrita, no es otra cosa que el *psalterio dorsal* de Ganser y de Kölliker, vía transversal sumamente desarrollada en los roedores, y que casi todos los autores diputan como una comisura interamónica. En realidad, el asta de Ammon, y probablemente también el subículo, envían su fibras comisurales á la fimbria y al cordón *suprafimbrial* de la línea media (véase más adelante),

paradero general también de los conductores de proyección de aquellos focos.

Por lo demás, que el psalterio dorsal (nuestra *vía angular ó esfeno-amónica cruzada*) es extraño á la fimbria y al álveo extraventricular, y tiene pocas ó débiles conexiones con el asta de Ammon, es dictamen profesado por algunos autores, entre los cuales debemos citar á Honegger (1), quien sostuvo la existencia de una conexión entre dicho cordón comisural infracalloso y la lámina blanca superficial del subículo. Déjerine (2) admite también esta unión, pero afirma (lo que por lo menos en los pequeños mamíferos creemos dudoso) que dicha vía recibe asimismo fibras del cíngulo y del álveo intraventricular. En sentir de este sabio, el psalterio dorsal no sólo representaría una comisura interamónica, sino un medio de asociación cruzado entre el *gyrus fornicatus* y el asta de Ammon contralateral.

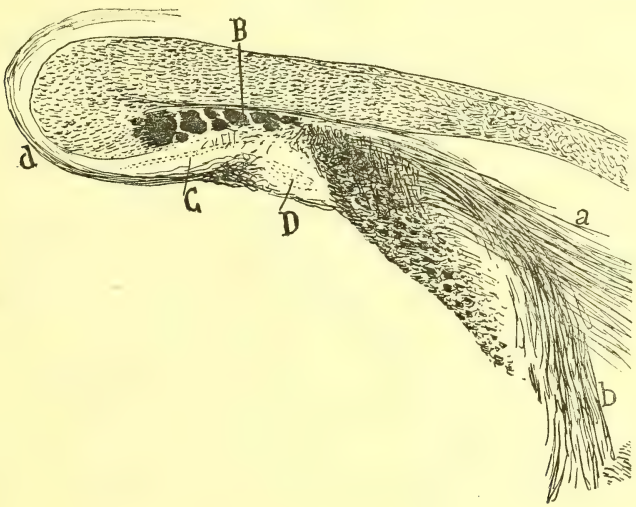


Fig. 806.—Corte sagital medio.—B, vía esfeno-amónica cruzada; C, asta de Ammon rudimentaria; D, rudimento de fascia dentata; *d*, estrías internas supracallosas y fasciola cinerea.

Sistema de las fibras esfeno-amónicas, directas ó perforantes. — Al tratar del subículo, hemos mencionado ya la existencia de hacecillos de fibras que, á partir de la substancia blanca, se prolongan, perforando la corteza gris, hasta la capa plexiforme de dicho centro y del asta de Ammon. Ahora vamos á añadir algunos detalles sobre el origen y terminación de tales conductores.

Los cortes sagitales son poco propios para el estudio del origen de tales fibras perforantes. En ellos, empero, sobre todo cuando son muy laterales é interesan el ganglio angular ó sus cercanías, se comprueban dos

(1) *Honegger*: Vergleichend-anatomischen Untersuchungen über den Fornix; etcétera. *Rec. de Zool. suisse*. 1890. Vol. V.

(2) *Déjerine*: Anatomie des centres nerveux. Tomo II, pág. 295, 1891.

hechos de cierta importancia, á saber: 1.°, que dichas fibras no proceden del cordón esfeno-amónico ó cruzado, sino directamente de la corteza del ganglio olfativo esfenoidad superior y de las porciones medias é inferiores de éste; 2.°, que los haces perforantes se distinguen por su posición y dirección en *superiores* ó *ascendentes*, que inervan el segmento superior del asta de Ammon (porción arqueada superior de ésta), é *inferiores*, oblícuos ó transversales, que inervan la porción inferior de dicho centro (fig. 808).

Haces perforantes superiores.—Según aparece en la fig. 808, F, la parte superior del foco esfenoidal superior envía al asta de Ammon, ade-

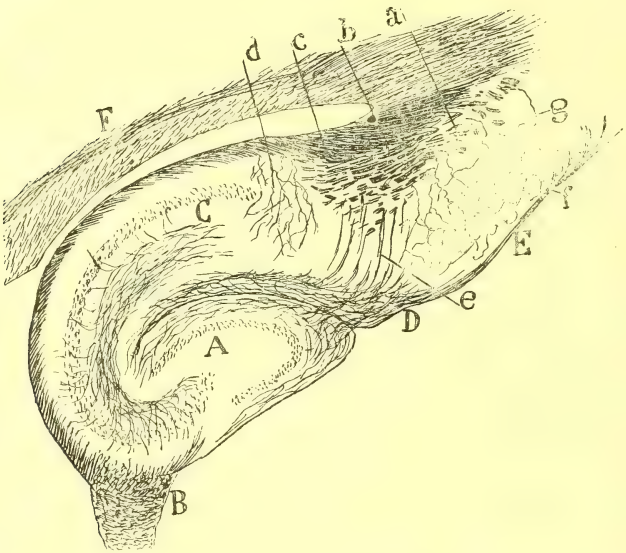


Fig. 807.—Corte sagital de lo alto del asta de Ammon.—A, fascia dentata; B, fimbria; C, asta de Ammon; D, subículo; E, presubículo; *a*, haces flojos ascendentes colocados debajo del presubículo; *b*, haces de igual género situados debajo del subículo; *e*, manojos esfeno-amónicos perforantes del subículo; *c*, cordón angular ó cruzado; *d*, colaterales de la vía esfeno-alvear; *g*, fibras terminadas en el presubículo.

más de la vía comisural ó angular, un grupo de manojos robustos, flojos y plexiformes, que se colocan en la substancia blanca del subículo, por detrás de la citada vía y en plano más superficial que ella, y que se convierten, en fin, en haces perforantes. Los cortes sagitales presentan estos haces seccionados de través (fig. 800, *c*, y 808, *b*), mientras que los paralelos al asta de Ammon, los muestran á lo largo. Cuanto más se aproximan las secciones sagitales á la línea media, más pobres aparecen en fibras perforantes, las cuales faltan por completo ó están reducidas á débiles vestigios en la región media ó comisural. En la fig. 807, *b*, presentamos estas fibras tal como aparecen en los cortes de la región inter-

media y algo superior del asta, territorio en donde subsiste aún el cabo alto del presubículo. Nótese que el plano de tubos gruesos ó plexiformes que bordea por detrás la gran vía angular, posee un ala debajo del subículo y otra debajo del presubículo. Del ala presubicular proceden en parte (otras salen del gran haz comisural) fibras terminales que la fig. 807, *g*, presenta relativamente sencillas, por referirse al ratón de pocos días, mientras que del ala subicular emanan numerosos hacecillos perforantes *(e)* (fig. 807, *e*).

En su curso longitudinal por la substancia blanca del subículo, las fibras perforantes emiten, de vez en cuando, colaterales que marchan como las

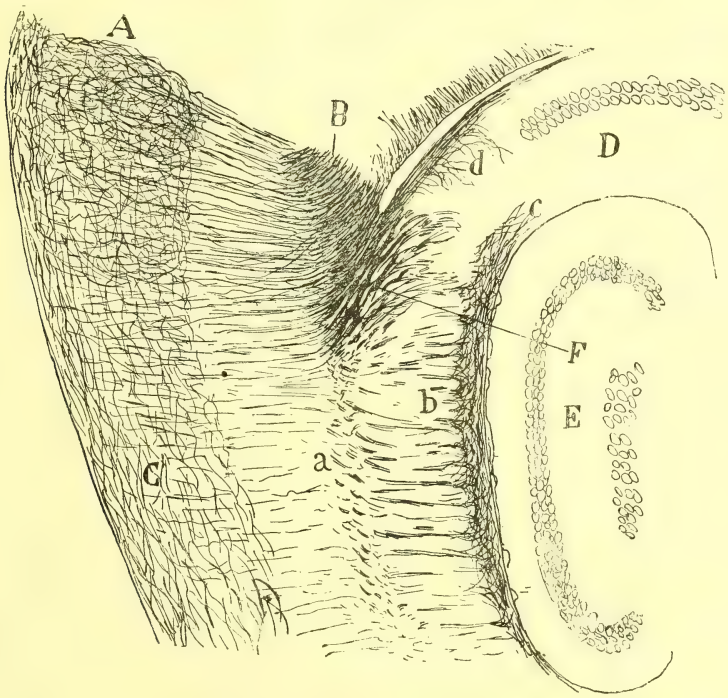


Fig. 808.—Corte muy lateral sagital del foco esfenoidad superior y asta de Ammon, semejante al de la fig. 800, pero más aumentado.—A, porción superior del foco; F, haces esfeno-amónicos perforantes ó directos situados dentro del subículo; *a*, *b*, haces perforantes inferiores; E, fascia dentata; B, cordón angular ó esfeno-amónico cruzado.

terminales á través de la corteza subicular, y ganan la capa plexiforme. En las secciones paralelas al asta de Ammon obsérvase bien la forma ordinaria de las ramificaciones, entre las cuales llama la atención por frecuente la presentada por ciertos tubos espesos que se dividen: en rama gruesa terminal, prontamente convertida en perforante, y rama fina que sigue todavía cierto trecho en sentido longitudinal para acabar también de la misma manera.

Fibras perforantes inferiores.—De las regiones medias é inferiores del ganglio esfenoidal superior, procede un gran número de hacecillos menos robustos que los perforantes superiores, dispuestos en series verticales y destinados al segmento inferior del asta de Ammon. Estos haces se descubren fácilmente en los cortes sagitales muy laterales (fig. 808, *a*), com-

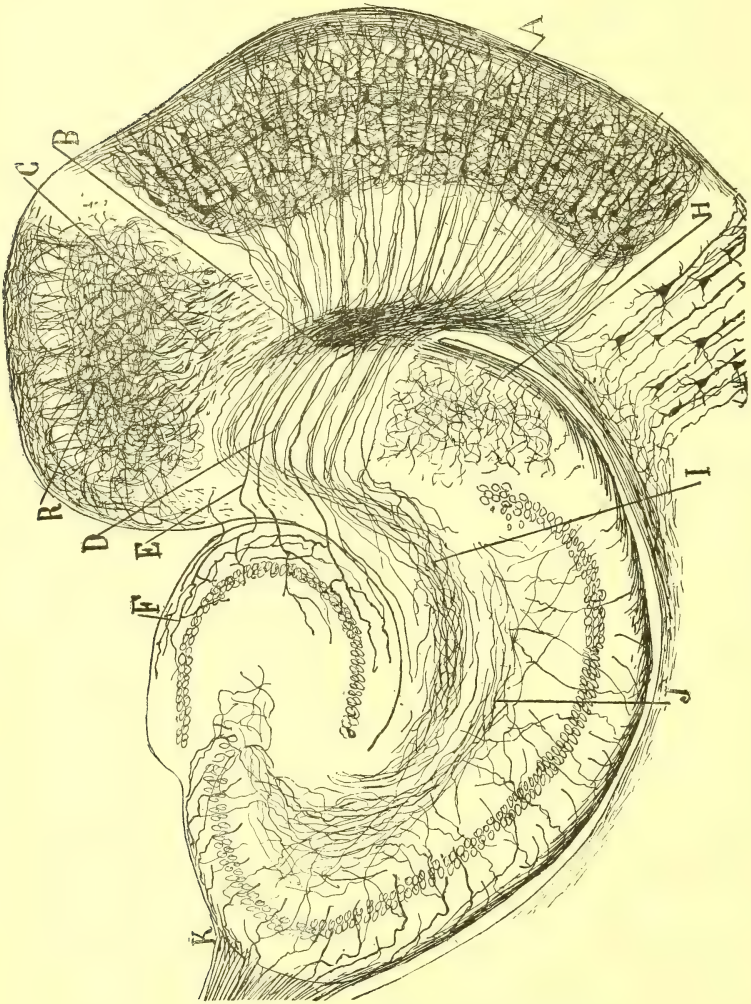


Fig. 809.—Corte horizontal del foco esfenoidal superior y asta de Ammon inmediatamente por debajo del plano del cordón angular.—A, foco esfenoidal superior; B, punto donde concurren los haces esfeno-amónicos perforantes inferiores; D, fibras perforantes; E, tubos destinados á la fascia dentata; H, vía esfeno-amónica alvear y plexo que engendra en el subículo; I, distribución de las fibras perforantes en la zona lacunosa del asta; J, plexo de colaterales del asta.

probándose que marchan primeramente al ángulo ventricular, en el cual se doblan tomando una dirección transversal (por lo cual aparecen en los citados cortes seccionados de través), para penetrar, finalmente, en sentido horizontal ú oblícuo, en la corteza subicular y asta de Ammon.

La persecución detallada de estos axones perforantes, se logra perfec-

tamente en los cortes horizontales que comprendan, además del segmento inferior del asta, las regiones ventrales del ganglio olfativo esfenoidad superior. Como se nota en la fig. 809, B, dichos cilindros-ejes, emanados en su mayoría de las pirámides medianas y grandes de la corteza esfenoidal superior, se concentran, antes de asaltar el subículo, en una lámina blanca subventricular, que corre transversalmente hasta abordar el vér-

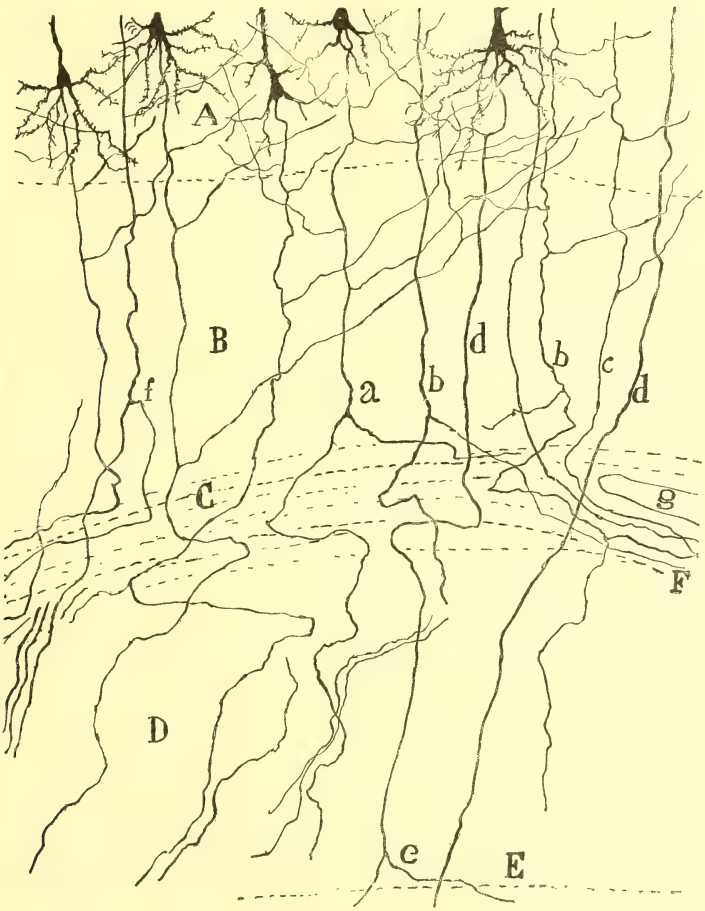


Fig. 810.—Detalles del origen y penetración de las fibras del foco esfenoidal superior en el subículo.—A, capa de las pirámides grandes del mismo; B, capa de los granos; C, plano de substancia blanca subsubicular; D, subículo; *g*, ángulo ventricular; *a*, *b*, fibras bifurcadas; *d*, fibras gruesas no bifurcadas.

tice del ángulo subicular; aquí, después de condensarse, se fragmenta dicha corriente fibrilar en un grupo de hacecillos divergentes, los cuales se diseminan por un área bastante extensa del subículo, y cruzando casi horizontalmente la corteza de éste, se remontan á la zona plexiforme y asta de Ammon.

Los detalles del origen y recorrido inicial de estos tubos, se presentan en la fig. 910, *a*, *b*, *d*. De entre todas, las fibras gruesas son las de trayecto menos complicado, pasando casi directamente del ganglio esfenoidal superior á la corteza del subículo y sin ramificarse en su camino (*d*). Otras se bifurcan en el plano de substancia blanca, engendrando una fibra perforante directa y otra que continúa cierto trecho en sentido tangencial (*a*). En fin, las hay también una de cuyas ramas pasa á la vía esfeno-amónica de álveo (fig. 910, *b*), mientras que la otra, tras variable curso

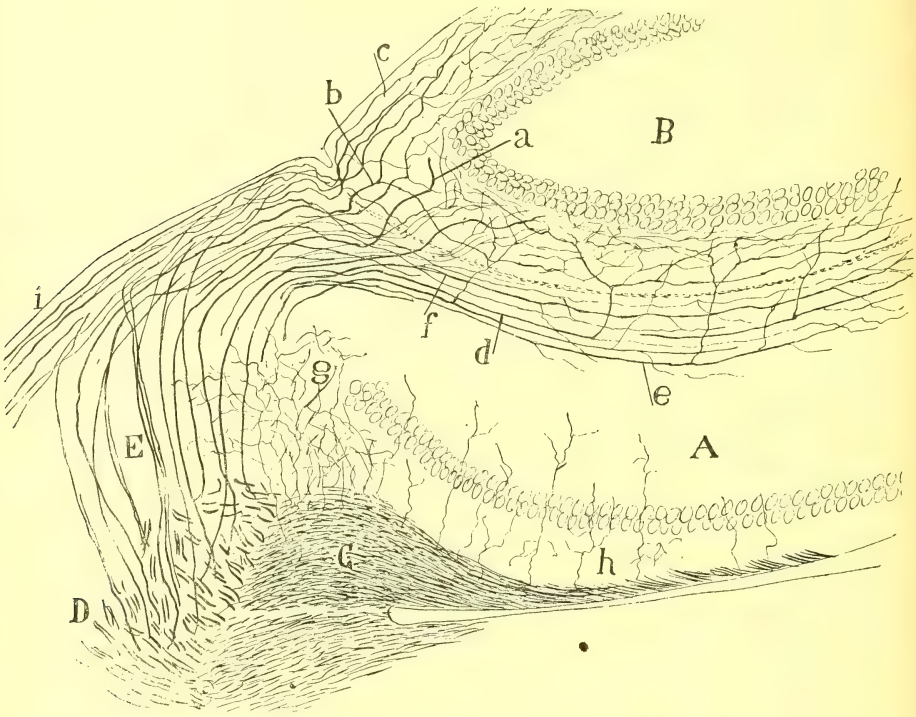


Fig. 911.— Curso y terminación de las fibras perforantes superiores (corte sagital del cerebro).—A, asta de Ammon; B, fascia dentata; C, cordón angular ó cruzado; D, vía ascendente de donde salen las fibras esfeno-amónicas perforantes; E, haces perforantes.

tangencial, resulta perforante. La bifurcación misma puede hacerse prematuramente, según se notaba en la fig. 910, *f*.

Terminación de las fibras perforantes en el asta de Ammon y fascia dentata.— Cualquiera que sea su procedencia, bien representen colaterales ó terminales, perforantes superiores ó inferiores, su modo de terminar es el mismo. Llegadas que son á la capa primera, cambian bruscamente de dirección, marchando todas hacia la porción terminal del asta, y por consiguiente en sentido transversal á ésta y al subículo. En virtud de semejante revuelta, en los cortes frontales, la citada zona plexi-

forme subicular y amónica, presenta las fibras cortadas de través ú oblícuamente, mientras que, en las secciones sagitales del cerebro (que son casi transversales con relación al asta), aparecen cortadas oblícuamente y aun transversalmente.

En las figs. 911, E y 812, *a*, y que reproducen, á diferentes aumentos, cortes sagitales del encéfalo del ratón, puede estudiarse bien el trayecto terminal de las fibras perforantes. En estas mismas figuras se nota que las ramificaciones esfeno-amónicas invaden toda la extensión de las capas molecular y lacunosa del asta, así como la plenitud de la zona plexiforme de la fascia dentata.

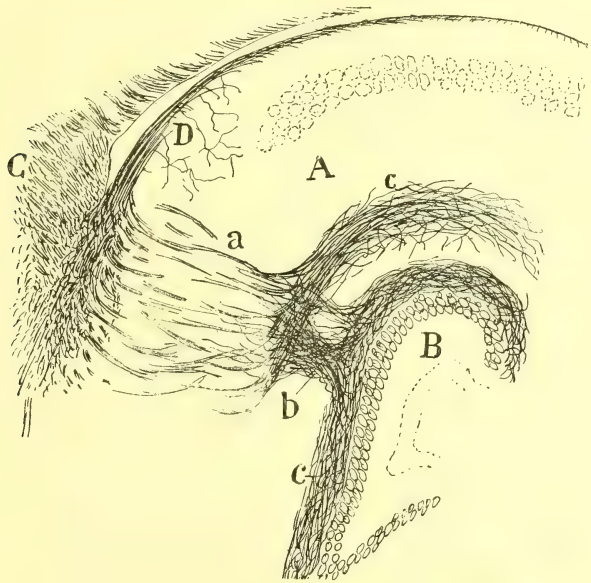


Fig. 812. — Corte sagital y un poco oblícuo del asta de Ammon y fascia dentata del ratón de doce días. — A, asta de Ammon; B, fascia dentata; C, cordón angular cruzado; D, haz esfeno-amónico alvear; *a*, manojos perforantes superiores; *c*, prolongación de éstos por la capa molecular del asta de Ammon; *b*, corriente destinada á la fascia dentata.

Bajo el aspecto del modo de ramificación terminal de las fibras perforantes, pueden todas ellas clasificarse en tres especies: fibras directas para la fascia dentata; fibras consagradas al asta, y fibras mixtas, es decir, ramificadas en estos dos centros.

a) Las *fibras directas* para la *fascia dentata*, son acaso las más robustas de todas, aunque no faltan algunas de mediano espesor; marchan primeramente cierto trecho sin ramificarse por la zona plexiforme del subículo, y llegadas que son á la fascia, se dividen en dos corrientes: la posterior, formada de ordinario por tubos de mediano espesor, que ingresan en la porción posterior ó superficial del cuerpo abollonado, y la anterior donde dominan fibras gruesas que penetran en la porción anterior. Arri-

badas de este modo á la zona plexiforme de la fascia, las fibras de tales corrientes se bifurcan ó se ramifican más complicadamente, extendiendo sus ramillas durante largos trayectos, en sentido paralelo á la citada capa, y engendrando un plexo tupido puesto en íntimo contacto con los penachos dendríticos de los granos. Algunas fibras gruesas cruzan sin detenerse ni emitir ramillas por todo el espesor de la zona plexiforme de la *fascia dentata*, y al aproximarse á la capa de los granos, cambian de dirección, tornándose longitudinales ó paralelas á este centro y sustrayéndose á la observación (fig. 911, *a*, *b*, *c*).

La *fascia dentata* puede ser abordada por sus fibras esfeno-amónicas propias ó por las colaterales de las mixtas en cualquier punto de su curva; pero hay un paraje de elección por donde penetran la inmensa mayoría de los citados conductores. Esta puerta de entrada, que en algunos preparados aparece ocupada por un robustísimo haz (sección de una lámina vertical más ó menos condensada), corresponde á la proximidad del ángulo de la fascia dentata (fig. 812, *b*).

b) Las fibras destinadas al asta de Ammon, son las más numerosas, pudiéndoselas seguir fácilmente en los cortes sagitales desde los haces perforantes hasta el borde de la formación amónica (fig. 812, *a*, *c*). En cuanto llegan á la capa plexiforme del subículo, compórtanse de varios modos: la generalidad de las mismas se incurva sin ramificarse, ingresando en algunos de los hacecillos longitudinales del *stratum lacunosum*; otras se bifurcan en el punto de inflexión, dando una rama ascendente, es decir, paralelas al asta de Ammon, y otras de opuesto sentido; en fin, algunas se descomponen en dos ó tres ramas de parecida dirección, que corren dentro del asta y se instalan en planos distintos del *stratum lacunosum* y capa molecular (*lamina medullaris circunvoluta*).

c) En fin, las fibras mixtas corresponden en sus caracteres generales á las precedentes, de las cuales discrepan por ser, en general, más robustas, y sobre todo por emitir una ó varias ramas espesas penetrantes en la *fascia dentata*, en cuya capa molecular se arborizan y terminan (figura 911, *d*, *e*).

En algunos casos la rama consagrada á la fascia representa la continuación del axon, pudiéndose estimar la otra, ó sea la prolongación por la zona molecular del asta, como una colateral (*d*).

Puesto que en el hombre existen, según es bien sabido (véase la figura 750), un robustísimo cordón de substancia blanca en el ángulo amonico-subicular y numerosos y espesos haces perforantes, que se remontan al *stratum lacunosum y molecular* del asta de Ammon y á la *lámina medullaris circunvoluta y fascia dentata*, de presumir es que posea también una vía esfeno perforante amónica, así como un cordón angular ó esfeno-amónico cruzado.

Semejante suposición es tanto más probable, cuanto que recientes ob-

servaciones nos han persuadido de que las citadas vías, así como el foco esfenoidal superior de que proceden, existen en el cerebro del perro y gato, donde alcanzan extraordinaria robustez.

Corriente esfeno-amónica alvear (fig. 813, D). — Cuando se examinan cortes sagitales laterales, es decir, comprensivos del foco esfenoidal superior y secantes al asta de Ammon, nótase constantemente que de las regiones medias de dicho ganglio, por debajo del territorio en que brota el haz comisural, nace un grupo de axones que, después de situarse por debajo de este haz, tuerce bruscamente en el ángulo ventricular asaltando el álveo, y corre cierto trecho por la superficie de éste, marchando hacia adelante y arriba hasta que se pierde, finalmente, entre los conductores endógenos del asta.

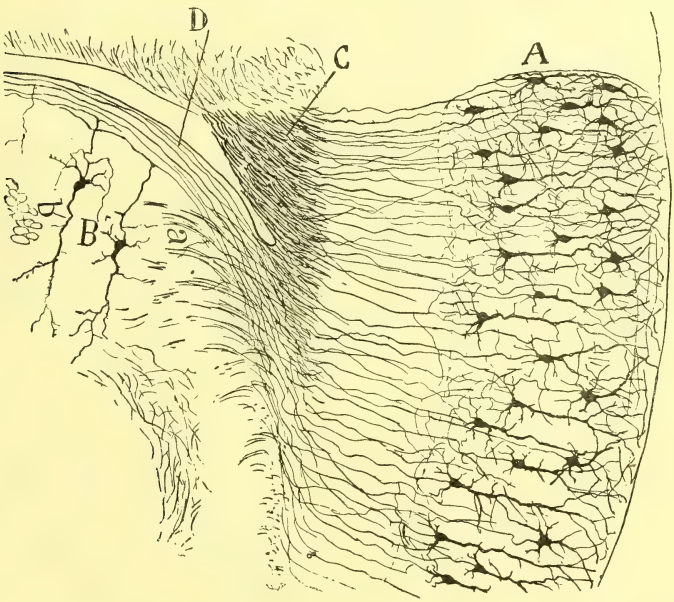


Fig. 813. — Detalles del origen del cordón esfeno-amónico cruzado y haces perforantes superiores. (Corte sagital muy lateral). — A, foco esfenoidal superior; C, cordón angular; B, subículo; D, vía esfeno-amónica alvear; *a*, haces perforantes superiores.

Según dijimos más atrás, tales fibras alveares, cuyo origen esfenoidal reputamos indiscutible, suministran infinidad de colaterales ramificadas por toda la corteza del subículo, y particularmente por una área triangular, limitada hacia arriba por el haz comisural, hacia atrás por los hacecillos perforantes y hacia abajo y adelante por las primeras agrupaciones de las pirámides amónicas (figs. 813, D y 809, H).

La fig. 763, *a*, *d*, donde mostramos detalladamente estas fibras tal como se muestran en los cortes sagitales, revela que no todas las fibras

colaterales ó terminales del haz alvear, proceden del foco esfenoidal superior homolateral; las hay también emanadas de la porción amónica ó posterior del álveo, las cuales, ó acaban, previa inflexión, ramificándose en una gran área de la corteza subicular, ó se bifurcan en rama gruesa terminal, distribuída en esta corteza y rama fina que sigue su curso hacia afuera, perdiéndose en las fibras del haz esfeno-amónico cruzado é inmediaciones.

Sobre el origen de tales fibras, nada positivo podemos decir. Para formular una opinión algo precisa, fuera necesario perseguir los conductores esfeno-amónicos alveares en toda su extensión, así como las citadas fibras llegadas del álveo posterior, cosa que, aun en el ratón recién nacido y en los cortes más favorables, es completamente imposible. La circunstancia de que las fibras esfeno-amónicas alveares no parecen agotarse en su totalidad en el subículo, sino que se prolongan hacia el asta durante largo trayecto, sugiere la conjetura de que los referidos conductores aferentes del interior pudieran representar fibras esfeno-amónicas alveares del lado opuesto.

El plano de la substancia blanca alvear contiene también, según dijimos al tratar del subículo, axones nacidos en las células de éste y prolongados hacia el asta. Algunos se dividen en rama posterior para el álveo y rama anterior, que se pierde entre las fibras del cordón angular ó cruzado ó en los planos profundos de las fibras perforantes. Ignoramos el curso y paradero ulterior de dichos conductores (fig. 813, B).

CAPÍTULO XLIV

VÍAS EFERENTES Y GANGLÍOS SUBORDINADOS AL ASTA DE AMMON

Fimbria y pilares anteriores del trigono cerebral.— Comisura interamónica ó *psalterium*.— *Septum lucidum* con sus vías aferentes y eferentes.

Según dejamos dicho más atrás, los axones de las pirámides del asta de Ammon ganan el álveo ó substancia blanca de este centro, y trazando arcos complicados se concentran en la *fimbria*, donde constituyen dos planos de fibras: uno posterior de tubos finos, continuado con la *comisura interamónica ó psalterio*, y otro anterior más espeso y de fibras gruesas, prolongado con la vía de proyección ó *columnas anteriores del fornix*.

Pilares anteriores del trígono.—El origen de los pilares anteriores del trígono y fimbria es bien conocido desde las importantes investigaciones de Honegger, Ganser, Gudden, Vogt, Kölliker, etc., quienes han probado que las fibras de este cordón provienen de las pirámides amónicas. En nuestros preparados de Weigert y de Golgi del cerebro del ratón, cavia y conejo, se observa claramente que la fimbria, y, por lo tanto, el fornix con ella continuado, nace tanto en las células inferiores ó grandes como en las superiores ó medianas del asta de Ammon. Aparte del hecho, fácil de comprobar en los cortes horizontales del encéfalo del ratón, de la continuación de los citados axones con los tubos de la fimbria, las enseñanzas del método de Marchi son decisivas. Si á ejemplo de Edinger, A. Wallenberg (1), Probst (2) y otros, se corta en un mamífero el asta de Ammon (nosotros hemos seccionado este órgano con parte del borde posterior occipital, en el conejo), la fimbria degenera en sentido ascendente, pudiéndose seguir los rastros de gotas grasientas, no sólo á lo largo de los pilares del trígono, sino á través del psalterio ventral hasta el cuerno de Ammon del otro lado. También Déjerine (3) ha demos-

(1) *L. Edinger u. A. Wallenberg*: Untersuchungen uber den Fornix und das Corpus mamilaris. *Arch. f. Psychiatrie. Rd.* 35. H. I. 1601.

(2) *Probst*. Zur Kenntniss des Faserverlaufes des Temporallappens, der Bulbus olfactorius, etc. *Arch. f. Anat. u Physiol.* Abth Anat. 6. Herft. 1901.

(3) *Déjerine*: Sur les dégénerescences secondaires consecutives aux lésions de la circunvolution de l'hippocampe, de la corne d'Ammon, etc. *Compt. rend. de la Soeiété de Biol.*

trado en el hombre, en un caso de destrucción parcial del asta de Ammon, cuerpo abollonado y *gyrus hippocampi*, la continuación del asta con la fimbria y pilares anteriores del trígono.

Llegada á la línea media, y después de abandonar las fibras de la comisura interamónica, la fimbria se torna vertical, designándose desde este punto: *pilares anteriores del trígono cerebral.*

Los *pilares anteriores* no constituyen sino una parte pequeña, acaso menos de un cuarto de la totalidad de la corriente fimbrial. Estos ganan el cabo posterior del *septum lucidum*, marchando hacia adelante y adentro (*fornix obliquus* de Honegger) hasta converger y tocarse en la línea

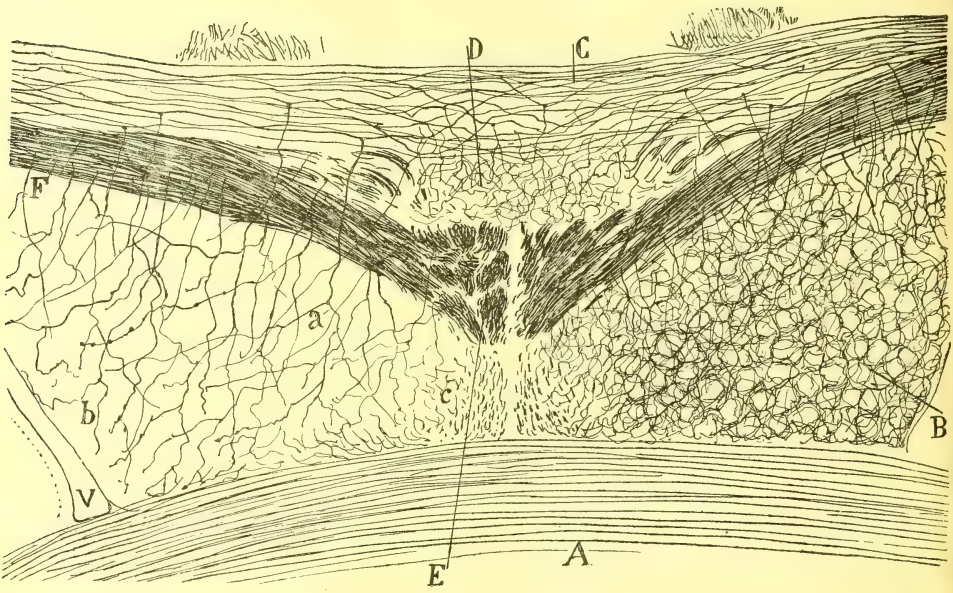


Fig. 814.—Corte horizontal del septo del ratón de ocho días.—A, cuerpo calloso; B, plexo de colaterales del foco principal septal; C, psalterio ventral; D, foco triangular; E, porción descendente del fornix; F, porción fimbrial del fornix; V, ventrículo lateral; *a*, *b*, colaterales; *c*, radiación de Zuckerkandl.

media (figs. 814, E y 816, J); bajan á seguida costeando el borde distal de dicho foco, y trazando una curva de convexidad interna y anterior; y llegados á lo alto de la comisura anterior, oblícuanse hacia afuera y abajo, para pasar por detrás de esta vía transversal, y continuar su camino en sentido sagital á través del *tuber cinereum.*

Según lo expuesto, todo el trayecto del *fornix inferior* ó columnas anteriores del trígono, puede dividirse en tres segmentos: *porción inicial* ó fimbrial, *porción descendente* ó septal y *porción sagital* ó hipotalámica.

El *origen y porción fimbrial* del fornix, aparece bien en los cortes horizontales del cerebro de ratón de pocos días, en cuyos preparados se re-

conoce que la masa principal de dicha vía procede de las células piramidales de la semicaña superior ó intraventricular del asta de Ammon. A menudo se nota que el axon de estos elementos, antes de ingresar en el plano de donde arranca la fimbria, emite una colateral de opuesto sentido, destinada sin duda á conexionarse con elementos de la porción extraventicular é intermediaria del asta.

El *segmento septal* ó descendente, aparece muy claramente en los cortes sagitales, en los que se advierte, además, que la mayoría de los conductores del fornix se continúan con los dos tercios superiores del plano anterior de la fimbria (fig. 805, *c*). También las secciones frontales son muy demostrativas, si son paralelas á la porción vertical de los pilares, según se advierte en la fig. 821, D. En una serie de cortes de este género es fácil notar que los conductores constitutivos de dicha vía proceden tanto del plano superior como del inferior de la fimbria (aunque menos de éste que de aquél) y que al hacerse descendentes conservarán ulteriormente el orden precedente, esto es, que las emanadas de lo alto de la fimbria, se instalarán por dentro, y las llegadas de la parte inferior de aquélla se situarán por fuera en la porción descendente del *fornix*.

En el momento en que los pilares pasan por detrás de la comisura anterior, y antes de que se inclinen hacia afuera, despréndese cerca del rafe y del lado interno de los mismos una vía descendente: el *cordón amónico del tuber cinereum* de que luego hablaremos (fig. 816, *i*).

En fin, el *segmento inferior* ó *sagital* del fornix, marcha hacia atrás á través de la región hipotalámima y plano superior del *tuber cinereum*, para cruzarse detrás del cuerpo mamilar y comportarse como dejamos dicho en nuestro estudio del tálamo (fig. 820, B).

¿Todas las fibras del fornix tienen su origen en el asta de Ammon? ¿No ingresarían también en esta vía, según han descubierto varios autores. fibras del *fornix longus?* ¿Penetran, además, en ella, como afirma Kölliker, conductores cruzados descendentes emanados del psalterio dorsal?

Las primeras fibras, es decir, las llegadas del *fornix longus* de Forel, descritas por numerosos neurólogos y últimamente por Elliot Smith, Kölliker y Déjerine (fibras gruesas del fornix, según Smith), obsérvanse en muchos preparados; pero nos han parecido menos numerosas de lo que los autores suponen. Según se advierte en la fig. 805, *d*, de cada cíngulo bajan hacecillos que, después de cruzar el cuerpo calloso, marchan hacia adentro, descienden por el rafe y se entremezclan, al parecer, con los contingentes amónicos más altos del *fornix inferior*. En realidad, según veremos más adelante, la inmensa mayoría de los conductores perforantes del cíngulo, constituyen la *radiación del septo* de Zuckerkandl.

En cuanto á las segundas fibras, ó sean las del psalterio dorsal, no se presentan en nuestros preparados; los cortes de cerebro de ratón y de conejo, coloreados por el cromato de plata, muestran dicha comisura, no sólo independiente de las columnas del fornix, sino del mismo psalterio ventral. Nada tiene de extraño el hecho, si recordamos el distinto origen

y significación de ambos psalterios (véase nuestro trabajo sobre la corteza olfativa).

Psalterio ventral ó comisura interamónica.— Tanto los cortes frontales como los horizontales del cabo antero-superior del asta de Ammon, muestran, no lejos del cuerpo calloso, como un ancho puente transversal tendido entre ambas fimbrias, robustísima vía comisural, mediante la cual júntanse las dos astas de Ammon. Los cortes sagitales que pasan por la línea media dan á conocer, además de la gran robustez de este sistema, su aproximación por detrás al psalterio dorsal, con el cual no se confunde nunca, y su dirección oblícua de arriba á abajo y de atrás á adelante. En los cortes transversales ó frontales (fig. 816, K), del cerebro del ratón, adviértese, además, su disposición fasciculada y se comprueba que dicha comisura representa la continuación del grueso de las fibras fimbriales, una parte de las cuales desciende para formar las columnas anteriores del fornix. No menos instructivas son las secciones horizontales, cual la representada en la fig. 814, C. Obsérvase en estas secciones que el psalterio (C) contiene fibras más finas que las columnas del fornix (F) y que durante su trayecto por la línea media sus haces aparecen un tanto separados por masas grises á quienes suministra colaterales.

Un examen cuidadoso de los cortes sagitales y su comparación con los horizontales, revelan en el psalterio dos tramos ó regiones :

Región superior, formada por un grueso manojo que costea la cara frontal del reborde ó contorno superior de la *fascia dentata* (fig. 805, *c*). Este manojo, que es muy robusto, constituye el punto de reunión de las fibras comisurales procedentes del plano más alto ó supracalloso del asta de Ammon, y suministra colaterales para lo alto del *septum lucidum*.

La *región inferior* ó *fimbrial* propiamente dicha es punto de concurrencia de los tubos comisurales de la porción media é inferior del asta, y el paraje de donde brotan las colaterales que inervan la masa gris inferior del septo, el foco triangular y no pocos haces del fornix (figuras 821, E y 805, F).

Claro es que las áreas precisas de origen de cada haz de la comisura interamónica, no son determinables en los preparados de Golgi; no es posible, por tanto, fijar, como lo ha hecho Vogt (1) para el cerebro humano, la posición de los contingentes del álveo intra y extraventricular; pero *grosso modo* el examen de series de cortes bien impregnados permite afirmar que, en la fimbria y psalterio, los conductores ocupan un lugar tanto más ventral cuanto más bajo es el segmento del asta de Ammon de que proceden.

(1) *O. Vogt* : Ueber Fasersysteme in der mittleren u. caudalen Balkenabschnitten. *Neurol. Centralblat*, 1895. Véase también :

— Sur le fasceau septo-thalamique. Sur le pilier anterieur du trigone. *Comp. rend. Soc. de Biol.*, 1898.

Origen y terminación del psalterio. — Cuando en los cortes horizontales del cerebro del ratón se prosiguen los conductores del psalterio ventral, se comprueba que nacen de todas las regiones del asta, y de preferencia del álveo intraventricular, continuándose, por lo menos en gran parte, con axones de pirámides. Naturalmente, algunas fibras no nacen, sino que se terminan; son las llegadas del asta de Ammon del lado opuesto. Tales conductores terminales marchan á menudo en sentido tan-



Fig. 815.—Corte frontal del psalterio ventral (porción más alta) del conejo de ocho días.—A, rafe; B, células del *fornix longus*; C, haces del psalterio ventral; *a*, células de los focos intersticiales; *b*, plexos de colaterales del psalterio; D, porción alta del foco triangular.

gencial por el *stratum oriens y álveo* emitiendo colaterales; otras veces se bifurcan á su llegada por el álveo intraventricular en rama superior, que corre por éste, y rama inferior destinada al álveo extraventricular ó región intermediaria. Después de caminar tangenciales un trecho variable, dóblanse las fibras y se hunden en la substancia gris subyacente.

Las últimas ramillas, sean colaterales ó terminales, cruzan la capa de las pirámides y se arborizan y acaban de preferencia en el *stratum radiatum*, poniéndose, por consiguiente, en contacto con los tallos de las pirámides. De donde resulta que los diversos estratos del asta de Ammon sirven para establecer conexiones separadas con fibras de diversa categoría: el más superficial (*moleculare*) recibe de preferencia las arborizaciones de los conductores exógenos, mientras que los intermedios (*radiatum lacunosum*), son el punto de ramificación final de las fibras endógenas (*colaterales* de Schaffer) y comisurales.

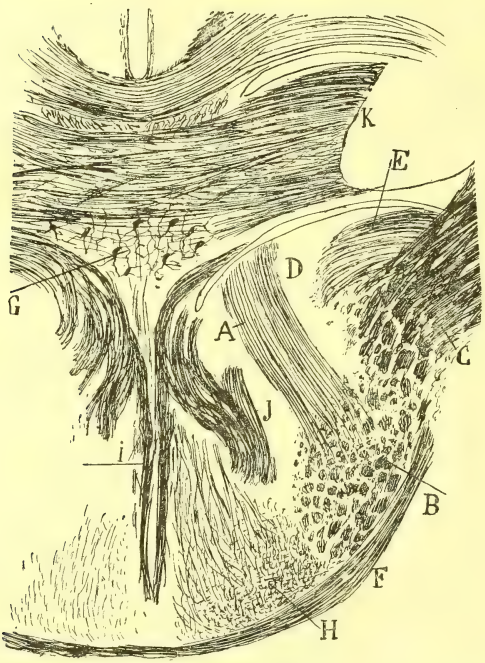


Fig. 816. — Corte frontal del *septum lucidum* por detrás de la comisura anterior. — A, *stria thalami*; J, porción descendente del fornix; G, foco triangular; K, psalterio ventral; E, *thœnia semicircularis;* I, cordón amónico del *tuber cinereum*; H, gran vía de proyección olfativa.

Foco triangular é intersticiales anejos al sistema del psalterium. — Llamamos *foco triangular* á la substancia gris limitada por el triángulo formado: caudalmente, por el psalterio ventral, y por delante y los lados por la porción superior casi horizontal de los pilares anteriores (figs. 814, D, y 816, G). En los cortes sagitales se observa que este espacio intersticial se prolonga de arriba á abajo, á todo lo largo de la fimbria, estrechándose en sus cabos superior é inferior.

Los *focos intersticiales* son unas pléyades lineales de substancia gris, indicadas por Kölliker, de curso ordinariamente transversal, situadas entre los paquetes de substancia blanca del psalterio ventral. En la figura 815, *b*, *a*, mostramos algunos de estos focos, tomados de un corte frontal del psalterio del conejo.

Tanto el núcleo triangular como los intersticiales, son punto de arborización y terminación de numerosas colaterales nacidas de las fibras del psalterio. En la fig. 814, D, mostramos dichas colaterales, así como el plexo tupido que engendran, tal como aparecen en los cortes horizontales del cabo superior del núcleo triangular, y en la fig. 815, *b*, pueden fácilmente observarse los plexos lineales é intrincados producidos en los

núcleos intersticiales, por colaterales semejantes nacidas de los haces inmediatos del psalterio.

Colaterales nerviosas de la fimbria y pilares anteriores del trígono.— En cuanto las fibras de la fimbria en su marcha hacia adentro y adelante tocan la frontera posterior del septo lucido, emiten en ángulo recto infinidad de colaterales, las cuales, según se aprecia en la figura 814, F, que representa una sección horizontal, se ramifican ampliadamente en los focos del *septum lucidum*, engendrando un plexo nervioso apretadísimo, en el cual colaboran también, según dejamos expuesto, colaterales del psalterio ventral (*a*, *b*).

Los cortes sagitales presentan también muy claramente las citadas colaterales y sus plexos de terminación. Estas secciones revelan, además, que en su origen dichas ramas se reunen en manojitos que se dispersan por delante de la porción descendente del fornix. Repárese, también, que el citado plexo de colaterales va perdiendo riqueza y tupidez de arriba á abajo, extendiéndose acaso solamente hasta el plano de la comisura anterior, donde aparece entremezclado con fibras terminales de otras procedencias (fig. 821, *a*).

¿Son colaterales todas las fibras derivadas del psalterio y fornix distribuídas en los focos del septo? A primera vista, así aparece en los cortes horizontales y sagitales; pero empleando un buen apocromático, adviértese que algunos, quizá numerosos conductores, arborizados en el tabique, representan la continuación directa de fibras de la porción fimbrial del fornix y psalterio ventral. La existencia de estas fibras amónicas terminales, así como la pérdida de calibre que, merced á las colaterales generadas, sufren los tubos llegados al septo, explican dos hechos fácilmente observables en los preparados coloreados por el método de Weigert. Es el primero la notable reducción, ya notada hace tiempo por Schvalbe, que sufre el fornix en su trayecto descendente y sagital, comparado con su porción fimbrial ú horizontal; y es el otro la pérdida de calibre que sus fibras han sufrido, una vez cruzada la comisura anterior convertidas en sagitales.

La unión supuesta y defendida por Honneger y Meyer, y sostenida recientemente por Kölliker y otros, entre la *stría talami* y los pilares del *fornix*, no aparece en nuestros preparados. En nuestro sentir, dichos sabios han tomado por fibras unitivas ciertas colaterales del fornix que, según se observa en la figura 817, *a*, cruzan en parte la *stría* para terminarse en un foco talámico especial. Esta ausencia de unión entre las citadas vías, ha sido también recientemente defendida por Edinger, Wallenberg (1) y Probs (2), que se apoyan en el método de Marchi.

Tampoco hemos conseguido sorprender continuación parcial entre el fornix y la *thœnia semicircularis*. En nuestros preparados no faltan cier-

(1) *Edinger u. Wallenberg*: Untersuchungen über der Fornix und das Corpus mammillare. *Arch. f. Psych.* Bd. 35.

(2) *M. Probst*: Ueber die Rindensehugelfasern des Reichfeldes, &. *Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth.* II, III u. IV. Helf. 1903.

tamente hacecillos de la *thœnia* ó *vía de proyección de la corteza esfenoidal*, penetrantes en el septo lucido; pero éstos no se continúan con los pilares, sino que abordan el espesor del ganglio principal del tabique para terminarse entre sus células, según veremos luego.

SEPTUM LUCIDUM

Este ganglio que, después de lo expuesto, hay motivos para estimar como una dependencia del asta de Ammon, pasa habitualmente como corteza cerebral modificada; opinión que, si puede sostenerse en el terreno de la histogénesis, no recibe apoyo alguno en el de la fina anatomía y en el de las conexiones. Nuestros estudios (1) tienden á presentar este foco cerebral cual un segmento especial del cuerpo estriado, relacionado especialmente con las fibras de proyección del asta de Ammon.

A la manera de lo ocurrido con las vías centrífugas nacidas de la corteza cerebral (vía piramidal, vía de proyección olfativa, etc.), todas las cuales se conexionan, mediante colaterales, con un departamento especial del cuerpo estriado, el fornix poseería también su ganglio estriado anejo, es decir, un foco motor de refuerzo: el *tabique transparente*.

En este ganglio debemos considerar cuatro factores: las *células nerviosas*, las *vías aferentes*, las *eferentes ó centrífugas*, y *las de paso* (*fornix longus* de Forel).

Células nerviosas.—Todo el espesor del *septum lucidum* está sembrado de células nerviosas, que forman una masa continua con concentraciones y rarefacciones correspondientes respectivamente á los parajes pobres y ricos en fascículos nerviosos medulados. Las acumulaciones principales son tres: *un ganglio medio*, pobre en células fusiformes medianas, incluído en el espesor de la radiación de Zuckerkandl; el *foco principal* ó *periférico*, representado por la substancia gris lateral del septo y formado por corpúsculos ovoideos estrellados ó fusiformes de mediana talla; y el *foco triangular* ó *dorsal*, emplazado entre el psalterio ventral y los pilares del fornix, y compuesto de elementos de pequeñas dimensiones dispuestos en pléyades apretadas.

Las preparaciones de Nissl prueban, además, que cuantas vías cruzan el septo, tales como el *fornix inferior* y el *longus*, el *psalterio ventral*, la *radiación* de Zuckerkandl, los *fascículos arciformes* de proyección, etcétera, contienen entre sus haces, y estiradas en el sentido de éstos, células fusiformes de talla mediana ó pequeña. En algunos parajes, singularmente en el espesor del psalterio ventral, tales corpúsculos intersticiales se reunen, según hemos dicho ya, en pléyades lineales de dirección transversal. Todas estas pléyades, así como el *foco triangular*, nos pare-

(1) *S. R. Cajal*: Estructura del *Septum lucidum*. *Trab. del Lab. de Invest. biol.*, tomo I, 1901.

cen representar segmentos de una misma substancia gris, la del ganglio septal, la cual ha sido fragmentada por la invasión de las vías exógenas y de paso.

Foco principal ó septal externo. — Los autores que han examinado las células del septo, estímanlas, basándose en consideraciones embriogénicas, como pirámides corticales modificadas ; toda vez que, según Duval y otros, el tabique resulta de la reunión y fusión de una parte de la pared interna de la vesícula cerebral anterior. En tal concepto, las zonas próximas al rafe representarían la capa molecular, mientras que las porciones periféricas ó externas constituirían las capas de pirámides.

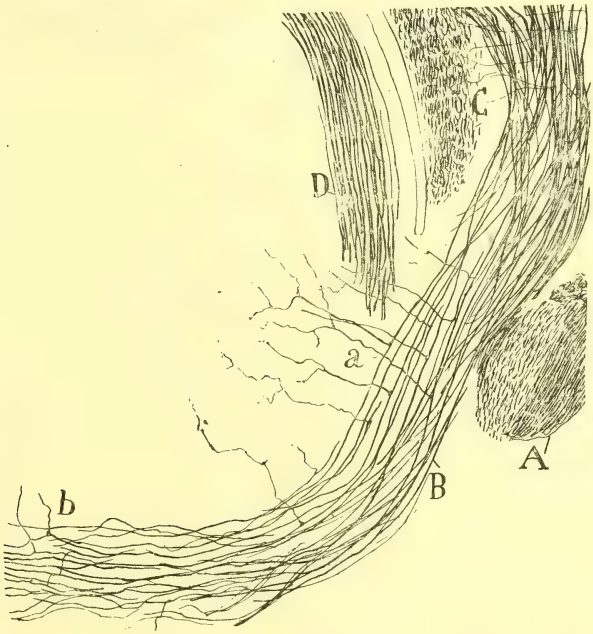


Fig. 817.—Trozo del fornix con las colaterales que suministra al emerger del septo. — A, comisura; C, psalterio; B, fornix; D, *stria thalami; a*, colaterales para el tálamo; *b*, colaterales para el *tuber cinereum*.

Pero sin negar la legitimidad de esta homología, es preciso confesar que la forma y orientación de las neuronas septales no recuerdan en nada á las pirámides de la corteza cerebral. Dichos elementos aparecen, en los cortes frontales coloreados por el método de Nissl, con formas desimilares y tamaños varios, irregulares, fusiformes ó piramidales, desorientadas y sin constituir estratos bien definidos. La misma substancia blanca no se halla en el paraje debido, es decir, en el lado externo del septo, sino hacia abajo, resultando de la convergencia de los axones septales y fibras centrípetas, y entremezclando sus elementos con muchas células nerviosas intersticiales.

En las preparaciones del cromato de plata, dichas células son fusiformes, triangulares ó estrelladas ; poseen un cuerpo de talla mediana, comparable á la de los elementos dominantes en el cuerpo estriado, y varias dendritas divergentes repetidas veces divididas, lisas ó casi lisas en los mamíferos recién nacidos (ratón), cubiertas de espinas en los de algunos días (ratón de ocho días, conejo de diez).

El axon es fino y se impregna con facilidad; procede ya del soma, ya de una dendrita, y sigue muy á menudo en su trayecto inicial un curso recurrente, describiendo una gran revuelta, merced á la cual retrocede

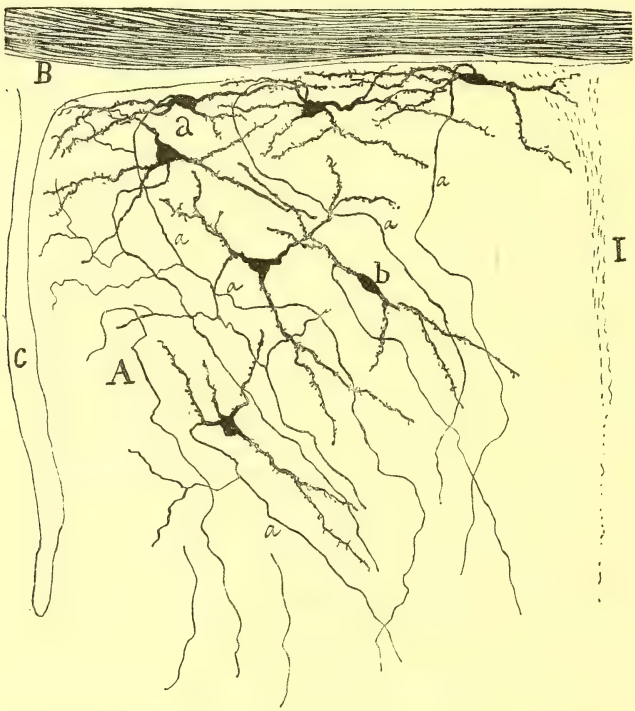


Fig. 818.—Corte frontal del ganglio principal del septo del ratón de diez días. — A, células del septo ; B, cuerpo calloso ; I, rafe ; *c*, ventrículo lateral ; *a*, células marginales ; *b*, células profundas.

hacia la superficie, resultando difícil perseguir su itinerario por entero. Pero en muchos casos se comprueba que, trazada la revuelta inicial, tórnase el axon descendente, baja hasta el piso inferior del septo, y se continúa con una de esas fibras arciformes, bien descrita por los autores, y singularmente por Kölliker, fibras que, inclinándose hacia afuera y arribadas á la base del cerebro, se incorporan á la gran corriente olfativa del pedúnculo cerebral (fig. 818, *a*).

En su porción inicial el axon suministra tres, cuatro ó más colatera-

les que marchan en variedad de direcciones, sobre todo en sentido recurrente, aumentando con sus ramificaciones secundarias y terciarias el plexo nervioso tupidísimo situado entre las células de origen. En algunos elementos, las ramas colaterales son tan gruesas y afectan tal dirección, que parecen agotar el axon; probablemente representan estos elementos los de axon corto del cuerpo estriado.

Células del foco medio. — En el mismo rafe, resultado de la fusión de ambos tabiques, así como en el espesor de la radiación de Zuckerkandl, se hallan células nerviosas irregulares, de talla mediana, á menudo fusi-



Fig. 819.—Células del ganglio lateral del septo del conejo de ocho días. — A, B, células periféricas ; D, E, células centrales ; *a*, axon.

formes y orientadas en el sentido de los haces nerviosos. Sus dendritas corren en diversidad de sentidos ; de preferencia en dirección vertical, no siendo raro ver que las procedentes de las celulas del rafe ó vecinas de éste, cruzan la línea media y se ramifican en el otro lado, constituyendo, por tanto, una verdadera comisura protoplasmática (fig. 827, G). El axon de estas células no ha sido seguido por nosotros en suficiente espacio para poder fijar su paradero; lo único que cabe decir es que en muchas parecía descendente, y acaso se incorporaba á las fibras arciformes internas que ganan la zona superficial de la corteza fisural vecina.

Foco triangular y pléyades intersticiales.—Las células de estos focos, ya mencionadas más atrás, afectan formas variadas (estrellada, globulosa, ó fusiforme), talla mediana ó pequeña y varias dendritas, en gran parte paralelas á los haces nerviosos inmediatos. El axon, que posee también un trayecto inicial irregular, y emite colaterales de varia dirección, parece en muchas células descender, sin incorporarse á las vías exógenas ve-

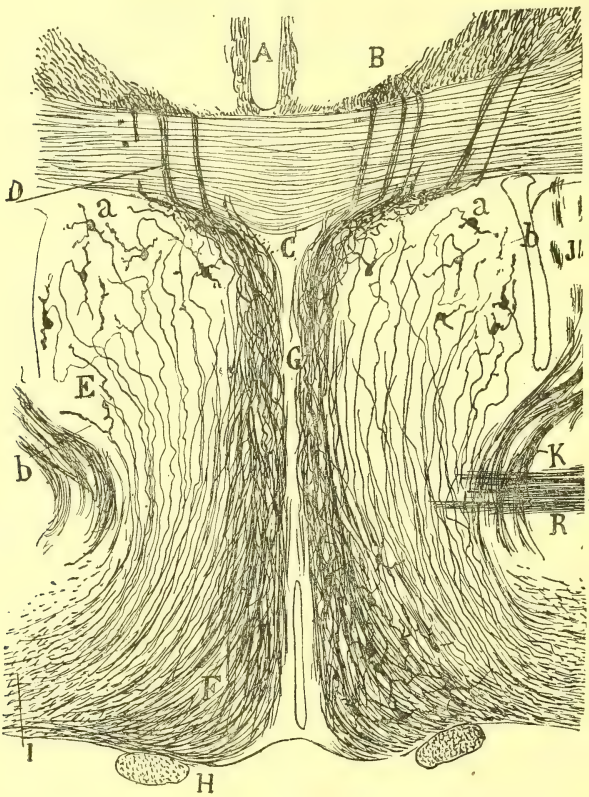


Fig. 820.—Corte frontal del septo del ratón recién nacido.—A, cisura interhemisférica ; B, cíngulo ; C, *fornix longus* que se incorpora á la radiación de Zuckerkandl (G) ; D, fibras de éste que perforan el cuerpo calloso ; H, nervio óptico ; E, ganglio lateral del septo ; F, fibras arciformes internas ; I, punto en que las fibras arciformes se hacen sagitales ; R, comisura anterior ; *a*, células del septo ; *b*, fibras centrípetas.

cinas ; pero lo complicado del terreno impide siempre la determinación del paradero final.

Fibras arciformes ó eferentes.—Cuando se examinan cortes transversales que interesen el territorio frontal del septo (fig. 820), adviértese que de éste proceden dos grandes corrientes de fibras centrífugas: la *corriente interna* nacida de las regiones medias del tabique (F), y la *corriente externa* mucho más considerable, brotada del foco principal (fig. 820, I).

Entre ambos sistemas de conductores arciformes no existe una frontera bien trazada, confundiéndose sus porciones vecinas y llevando también las dos la misma dirección, sin otra diferencia que la corriente interna se entremezcla con la radiación de Zuckerkandl, y gana, arqueándose, las capas superficiales de la corteza fisural contígua y base del cerebro, y la corriente externa baja por un plano más externo, tuerce hacia afuera costeando el lado interno de la cabeza del cuerpo estriado, y tórnase, finalmente, sagital en un paraje más profundo que la precedente, no lejos del territorio ocupado por la prolongación bulbar de la comisura anterior (figuras 820, I y 822, B), para invadir finalmente el *tuber cinereum*.

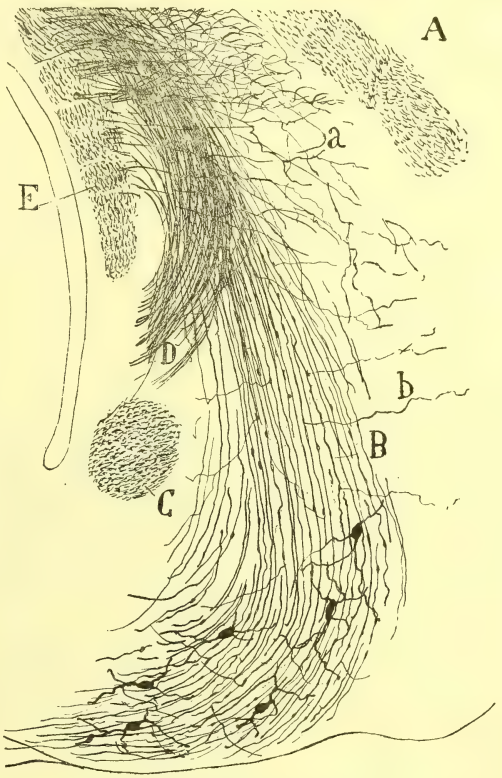


Fig. 821.—Corte sagital del septo próximo al rafe.—A, cuerpo calloso; B, radiación de Zuckerkandl; C, comisura anterior; D, columnas del fornix; E, psalterio ventral; *a*, colaterales del psalterio para el septo; *b*, colaterales de la radiación de Zuckherkandl.

En los cortes sagitales muy cercanos á la línea media y en algunas buenas impregnaciones del encéfalo del ratón, reconócese, además, otra *corriente media posterior* formada por fibras finas, la cual pasa por delante y debajo de la comisura anterior, para dispersarse, en definitiva, en la región hipotalámica. El origen y terminación de este cordón interno que, á causa de la situación profunda y delgadez de sus fibras, se distingue de la corriente arciforme interna que acabamos de indicar, nos son desconocidos. Sospechamos, sin embargo, que muchos de sus conductores emanan del foco triangular y pléyades gangliónicas anejas (fig. 823, B).

Fibras aferentes.—*Radiación de Zuckerkandl.*— Cuando se examinan cortes sagitales que pasen muy cerca de la línea media, adviértese que en el ángulo superior del septo y confundidos en parte con lo alto de las columnas anteriores del fornix, aparece una faja de fibras gruesas que corren casi verticalmente por las regiones centrales del tabique, casi á igual

distancia del psalterio que del cuerpo calloso (fig. 821, E y 822, A). El espesor de esta vía, con los distintos aspectos que presenta, según la altura de los cortes, se reconoce claramente en las figs. 822, A y 827, G, que representan secciones horizontales del tabique.

Tal es la *radiación olfativa de Zuckerkandl* (*Riechbundel des Ammonhornes*), que este autor hace derivar del asta de Ammon. «La parte anterior del fornix — dice este sabio — en cuanto llega al borde posterior del septo lucido, se parte en ambos lados en dos espesos cordones de substancia blanca: *anterior* y *posterior*. El *cordón posterior* (la *columna*

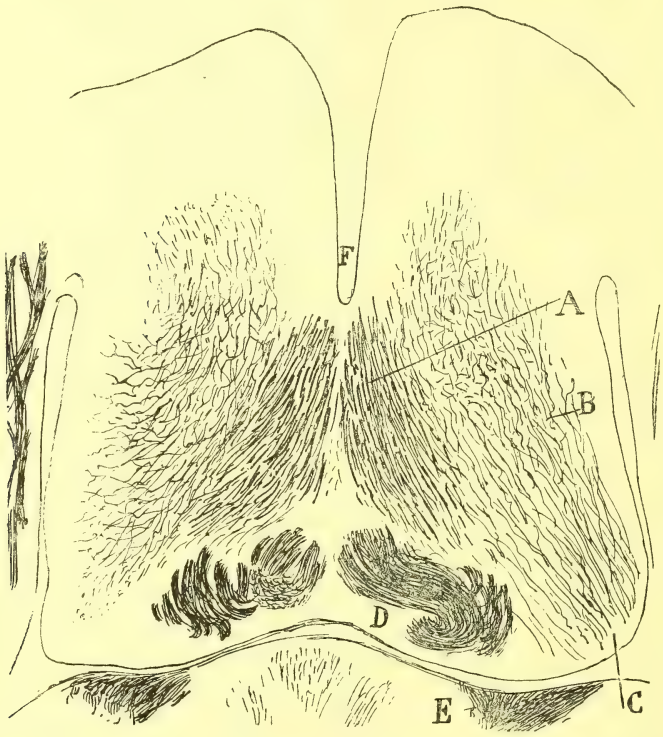


Fig. 822. — Corte horizontal del septo que pasaba por encima de la comisura anterior y debajo del psalterio ventral. — A, radiación de Zuckerkandl; B, vía centrípeta lateral del septo; D, columnas del fornix; E, *stria thalami*.

anterior de los autores) constituye la columna de la bóveda y marcha al cuerpo mamilar; mientras el *cordón anterior*, nuestro *fascículo olfativo del asta de Ammon*, cruza el *gyrus subcallosus*, marcha por cerca de la línea media oblícuamente y hacia adelante y abajo, pasa por delante de la comisura anterior, y aborda la substancia gris de la lámina perforada anterior donde se entremezcla con células nerviosas. Una parte de este haz entra en dicha lámina, pero otra se subdivide en dos haces: *a*) *anterior* ó parte olfativa que, corriendo por la circunferencia anterior de la lámina perforada, se dobla para ganar la raíz olfatoria interna; *b*)

posterior (parte temporal) salpicado de células nerviosas, que, dividido en estrías, contornea la periferia posterior de dicha lámina perforada, é irradia en la punta del lóbulo del hipocampo. Esta porción temporal del haz olfativo del asta de Ammon es la porción basal del pedúnculo calloso de los anatómicos antiguos (Arnold, Foville, Gall, Sappey, Henle, Obersteiner, etc.)». En sentir de Zuckerkandl (1), la radiación olfativa del asta constituiría un vasto sistema de asociación entre las circunvoluciones límbicas, el asta de Ammon y el lóbulo olfatorio.

La citada radiación ha sido confirmada por todos los autores (Edinger, Meyer, Kölliker, Vogt, Dejerine, Elliot Smith, etc.), quienes con leves variantes la consideran formada por dos órdenes de fibras: *olfativas* ó

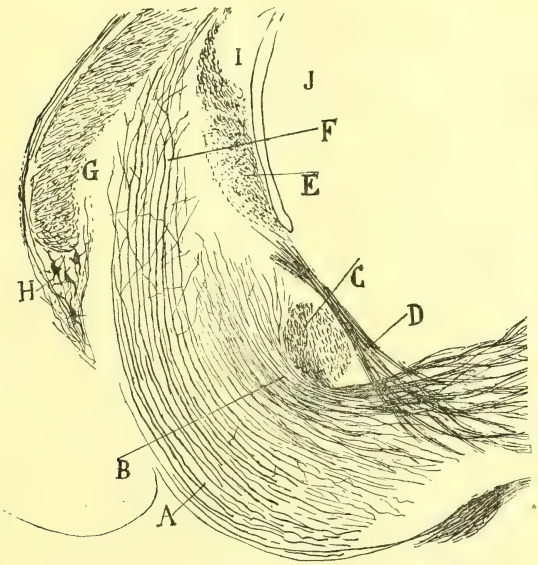


Fig. 823.—Corte sagital casi medio del septo (ratón de cuatro días).—A, fibras centrípetas de la radiación de Zuckerkandl; B, corriente profunda ó precomisural; C, comisura anterior; D, cordón amónico del *tuber cinereum;* E, psalterio ventral; F, porción adelgazada de la radiación de Zuckerkandl; G, cuerpo calloso; H, ganglio terminal frontal del *indusium.*

ascendentes, penetrantes en el asta de Ammon, y *descendentes extraamónicas* llegadas del *fornix longus* y de otras procedencias.

Pero puntualicemos algunas opiniones. Para Kölliker, según hemos expuesto en otro trabajo, el citado haz olfativo de Zuckerkandl contendría fibras ascendentes destinadas al asta (olfativas) y conductores descendentes y ascendentes (sensitivos) pertenecientes al *fornix longus* (2).

Dejerine (3) admite también en la susodicha radiación olfativa del septo, fibras amónicas y fibras extraamónicas. Algunas de estas fibras no

(1) *Zuckerkandl:* Die Riechbundel des Ammonhornes. *Anat. Anzeiger*, Bd. III, 1888.

(2) Véase nuestro trabajo publicado en la *Revista trimestral*, etc. Sobre la corteza olfativa y asta de Ammon. Tomo VI, 1901.

(3) *Loc. cit.*

pasarían simplemente, sino que podrían originarse ó terminar en los focos del septo; pero la mayoría, quizá, descendería cruzando por delante de la comisura, recibiría contingentes de la estría de Lancisio y de la estría olfativa interna, atravesaría después en diagonal el espacio perforado anterior (*bandeleta diagonal* de Broca), y se terminaría, finalmente, entre las células de esta región olfativa cortical.

Las fibras estraamónicas descendentes é incorporadas á la radiación de Zuckerkandl, han sido también notadas por Edinger y Wallenberg, quienes hacen notar que si se corta el asta de Ammon y circunvolución marginal, degenera no sólo el psalterio y columna del fornix, sino una

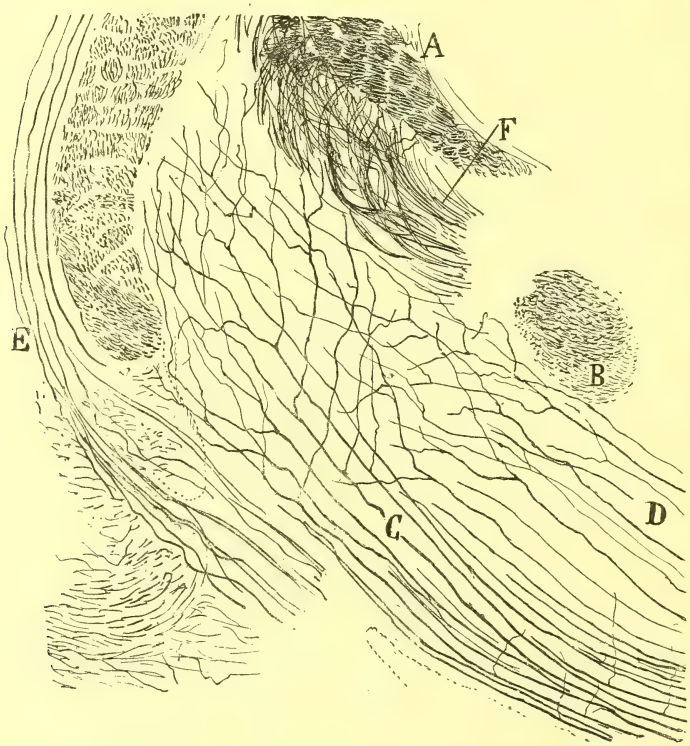


Fig. 824.—Corte sagital medio del *septum lucidum* del ratón de ocho días.—A, psalterio ventral; B, comisura anterior; C, fibras ascendentes arborizadas de la radiación de Zuckerkandl; D, otras fibras también centrípetas más profundas; E, estría interna y pedúnculo del cuerpo calloso; F, porción descendente del fornix.

buena parte de la radiación olfativa de Zuckerkandl. Este hecho prueba que no todas las fibras de ésta son ascendentes y olfativas, sino que contiene, además, conductores centrífugos, nacidos quizás en el *gyrus fornicatus*.

Según E. Smith (1), el mencionado haz de Zuckerkandl forma una robusta vía en los mamíferos inferiores. Esta vía, que él llama *fascículo precomisural*, se extiende desde la fimbria hasta la región prequiasmáti-

(1) *Elliot Smith:* The Relation of the Fornix to the margin of the cerebral cortex. *Journ, of Anat. a. Physiology*. Vol, 32, 1898.

ca del cerebro y contendría, además de fibras amónicas ascendentes, otra perforantes ó descendentes pertenecientes al *fornix longus*, y, en fin, algunas que rodean la rodilla del cuerpo calloso y procederían del *gyrus fornicatus*. Algunas más tienen acaso su origen en las células ganglionicas del septo.

Nuestras observaciones, recaídas preferentemente en el ratón y conejo y en preparados de Golgi bien teñidos, nos han permitido observar, sin ningún género de duda, los dos citados contingentes de la radiación que nos ocupa; pero no nos han consentido confirmar las opiniones más en

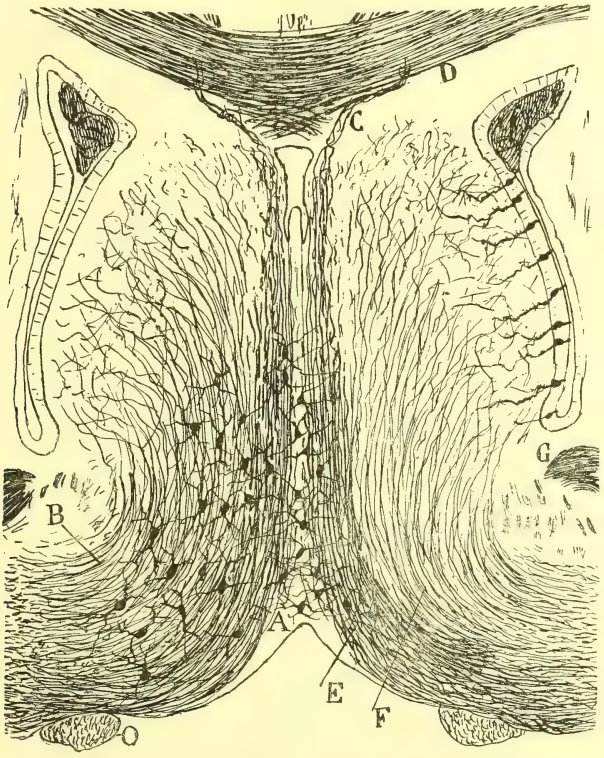


Fig. 825. — Corte frontal del septo del ratón recién nacido que pasaba á cierta distancia delante de la comisura. — A, rafe; B, fibras arciformes externas; E, fibras arciformes internas en parte continuadas con la radiación de Zuckerkandl; C, fibras descendentes del *fornix longus;* D, cuerpo calloso; G, comisura anterior (porción bulbar).

boga sobre el origen y terminación de los mismos. Conforme vamos á ver, el *contingente ascendente* representa quizás una vía sensitiva llegada del pedúnculo cerebral y terminada en el septo; mientras que el *contingente descendente* representa la vía perforante de proyección de una buena parte de la circunvolución del cíngulo y prolongada hasta el pedúnculo cerebral.

1.° *Vía sensitiva ó ascendente.*— En las figuras 823, F y 824, C, reproducimos, á diferentes aumentos, las fibras ascendentes de la radiación del septo tal como aparecen en los cortes sagitales próximos al rafe ó comprensivos del rafe mismo. Repárese que tales fibras son espesas,

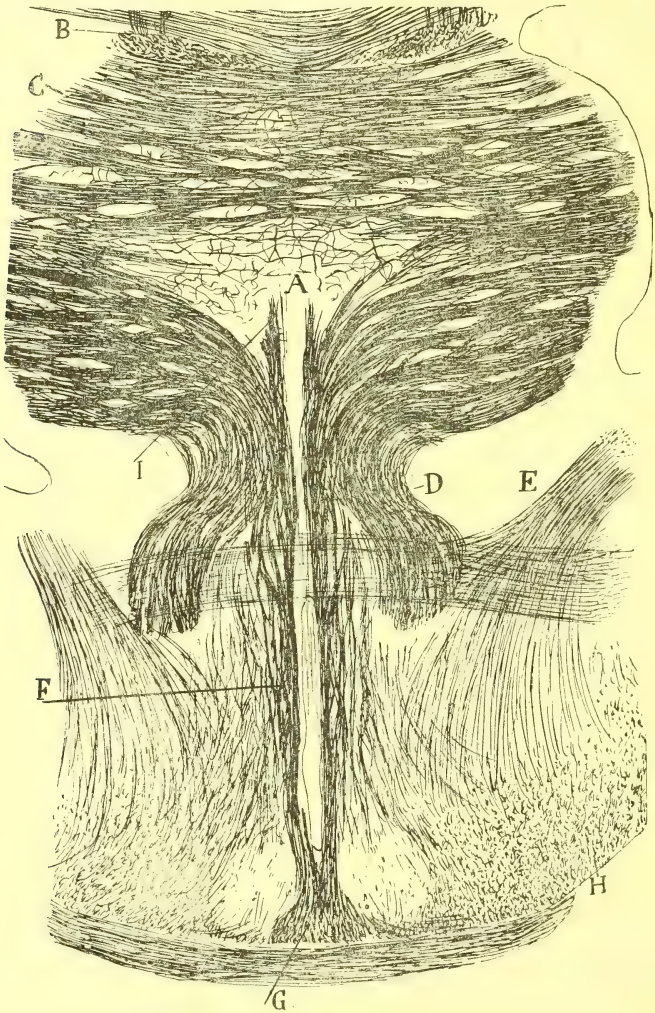


Fig. 826.—Corte frontal de un encéfalo de ratón recién nacido.—A, foco triangular; B, *fornix longus*; C, porción superior del psalterio ventral; D, fornix en su porción descendente; E, tenia semicircular; F, cordón amónico del *tuber cinereum;* G, porción supraquiasmática de éste.

más gruesas que las constitutivas del *fornix inferior*, y que ocupan en la base del cerebro las capas superficiales de la corteza fisural (corteza infero-interna del lóbulo frontal); algunas son tan superficiales, que están situadas inmediatamente por debajo de la *pía*. En su curso hacia arriba y

cuando el surco fisural ha desaparecido convirtiéndose en el macizo del septo, dichas fibras forman dos láminas muy juntas paralelas y casi en contacto en la línea media, según muestran los cortes horizontales (figura 823, A, y fig. 827, G); por último, en lo alto del septo los contingentes fibrilares disminuyen; el calibre de las fibras que todavía se conservan decrece, cesando por fin y quedando exclusivamente en el ángulo superior posterior de dicho foco los conductores descendentes (figura 823, F).

En ese largo itinerario los citados tubos centrípetos suministran numerosas ramas que se pueden dividir en *colaterales* y *terminales*.

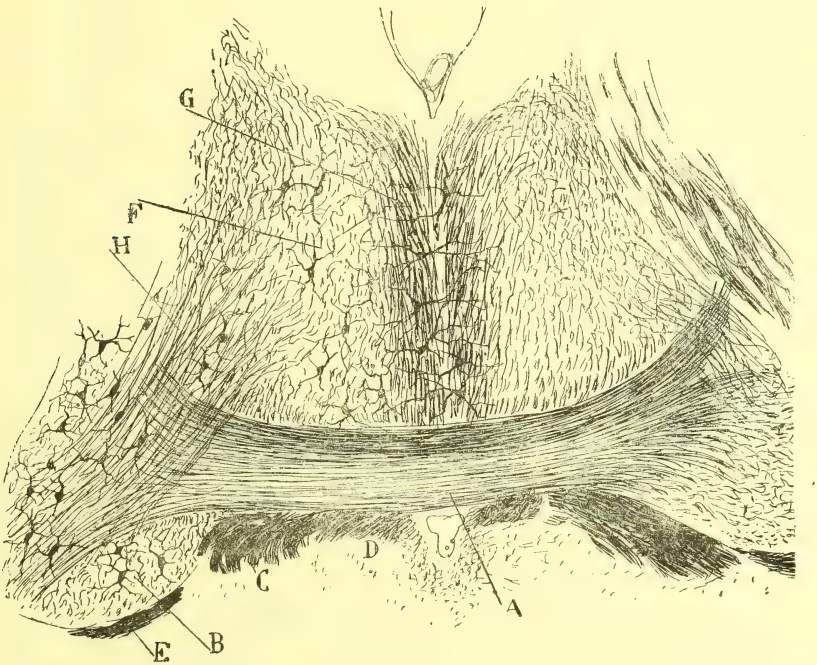


Fig. 827.—Corte horizontal y algo inclinado del septo lucido del ratón de seis días. A, comisura anterior; B, *stría semicircularis;* C, fornix inferior; D, cordón del *tuber cinereum*; G, radiación de Zuckerkandl; F, ganglio principal del septo; H, fibras que desde la stría pasan al septo; E, *stría thalami.*

Las colaterales inferiores nacen sobre todo del trayecto basal de la vía centrípeta y se terminan de preferencia en la corteza fisural (capa gris superficial apenas estratificada), poniéndose en contacto con los voluminosos elementos multipolares en ella residentes. En cuanto á las colaterales superiores, nacen del trayecto post-comisural (fig. 824) de dicha vía, separándose en ángulo casi recto para arborizarse en los focos inferiores del septo.

Las arborizaciones terminales son sobrias, extensas, llenando con sus

ramas casi todo el espesor del ganglio septal de su lado. Según aparece en la figura 824, C, la mayoría de las fibras comienzan por bifurcarse en ángulo agudo, generando una rama anterior y otra posterior que ascienden oblícuamente hasta lo alto del septo, y cada una de estas ramas se dicotomiza varias veces hasta formar las ramillas terminales. A menudo, una de las ramas de bifurcación inicial es más delgada que la otra, y no es raro que los tallos de origen se resuelvan también en tres ó más ramas terminales. El conjunto de estas arborizaciones colaterales y terminales constituye en todo el espesor del tabique un plexo flojo de fibras larguísimas, plexo que se distingue fácilmente, por su relativa pobreza y laxitud, del tupidísimo y complicado formado por las colaterales de la fimbria y *fornix inferior*.

2.° *Fibras descendentes.* — Provienen, según han notado muchos autores, del *fornix longus* de Forel, y tienen, en definitiva, su origen en el *gyrus fornicatus* (hombre) ó corteza interhemisférica (roedores). La llegada de estos contingentes se observa muy claramente en los cortes frontales del septo del ratón, que pasan por delante de la comisura anterior.

Como aparece en las figuras 825, C, y 820, C, estos tubos, que son singularmente varicosos, corren primero hacia adentro, por debajo del cuerpo calloso, costean después el ángulo supero-interno de cada mitad septal, y descienden por ambos lados del rafe, entremezclándose al contingente sensitivo septal, del cual se diferencian solamente por no dar colaterales ni terminales. Llegadas que son á la base del cerebro, se arquean para dirigirse hacia afuera, siguiendo la curva de la corteza gris fisural, hasta abordar la gran corriente proyectiva antero-posterior de la base del cerebro, donde se pierden, tornándose sagitales y aproximándose á la vía circunfleja de proyección de la corteza interhemisférica que pasa por delante del cuerpo calloso.

De estas fibras volveremos á tratar más adelante al exponer la corteza interhemisférica.

Cordón del tuber cinereum. — Los cortes frontales paralelos al trayecto descendente de los pilares del trígono y comprensivos del borde posterior de la comisura anterior, revelan con entera claridad que del borde interno de aquéllos se desprende un cordón aplanado descendente dirigido al *tuber cinereum* (fig. 826, F, y fig. 828, D), que parece haber escapado á la atención de los neurólogos. En su curso inicial esta vía es acintada y se instala junto al rafe y epitelio ventricular, después de haber pasado inmediatamente por detrás de la comisura anterior; á seguida sus fibras se separan, constituyendo un grupo de manojos plexiformes que continúan marchando hacia atrás y abajo, siempre bordeando el epitelio ventricular; en fin, llegadas á la substancia gris prequiasmática, tórnanse sagitales. Una parte de los hacecillos citados se apartan en su curso sagital de la línea media para dispersarse en las regiones laterales

del *tuber cinereum*, sin que hayamos logrado determinar su paradero; pero los principales contingentes no abandonan la vecindad del rafe, sino que abordan la base del cerebro para condensarse por encima del quiasma y debajo del ventrículo medio en un doble cordón de sección triangular y de fibras sagitales muy apretadas (fig. 826, G). Este cordón medio pasa por debajo del quiasma y en plano muy superficial é ingresa en la región media del *tuber cinereum*, donde ignoramos si se termina. Algunos de los haces de esta vía media no van al *tuber*, sino que se arquean hacia afuera en la base del cerebro (región prequiasmática), y se incorporan á los contingentes septales de la corona radiante (fig. 826).

En las figuras 826, F y 823, D, mostramos el origen y curso descendente del citado cordón amónico, que según hemos dicho, bordea las pa-

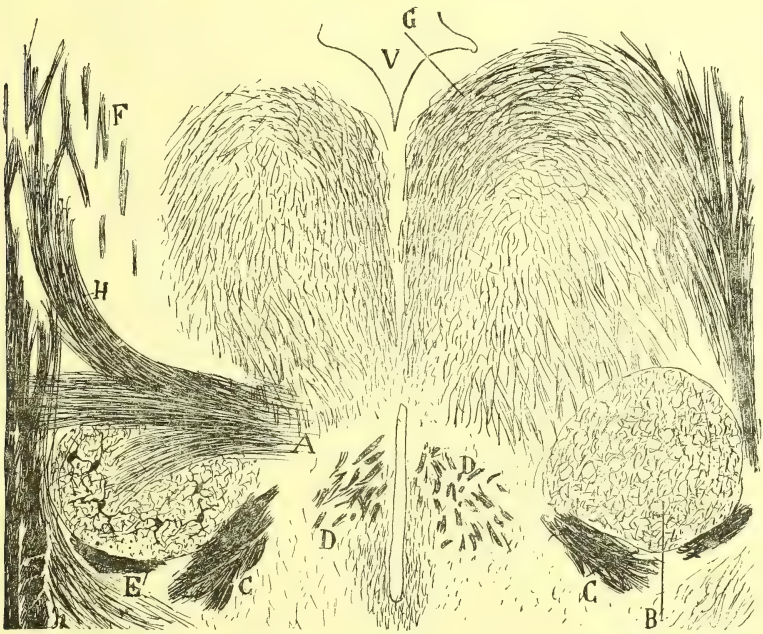


Fig. 828. — Corte horizontal del septo que pasa por el plano inferior al precedente, es decir, por debajo de la comisura anterior.—A, recto de la comisura en un lado; B, *stria semicircularis* con sus células intersticiales; C, *fornix inferior;* D, haces dispersos del cordón amónico del *tuber cinereum;* E, estría talámica; G, paso de la radiación de Zuckerkandl á la corona radiante; F, cuerpo estriado.

redes del ventrículo medio, extendiéndose desde la comisura anterior á la base del cerebro. Pero los distintos aspectos de esta vía, según su altura, sólo aparecen bien en las secciones horizontales del cerebro, representadas en las figuras 827 y 828, D. En la figura 827, D, que reproduce un corte que pasa al nivel de la comisura anterior, el cordón en cuestión forma un macizo de fibras post-comisurales, especie de prolongación hacia el rafe de las columnas del fornix; mientras que en la figu-

ra 828, D, correspondiente á un plano más inferior, dicha vía se presenta descompuesta en un grupo de hacecillos plexiformes situados en plano más posterior que en la anterior figura. En ella se observa también el fornix dislocado hacia afuera y atrás, y emplazado ahora cerca de la *thœnia semicircularis* y vecino de la estría *talami*.

Vía centrípeta lateral del septo.—Cuando se examinan cortes frontales que pasan por delante de la comisura, se nota que entre los manojos de fibras arciformes descendentes nacidas en los focos del tabique, existen también otras ascendentes más finas que las descritas en la radiación de

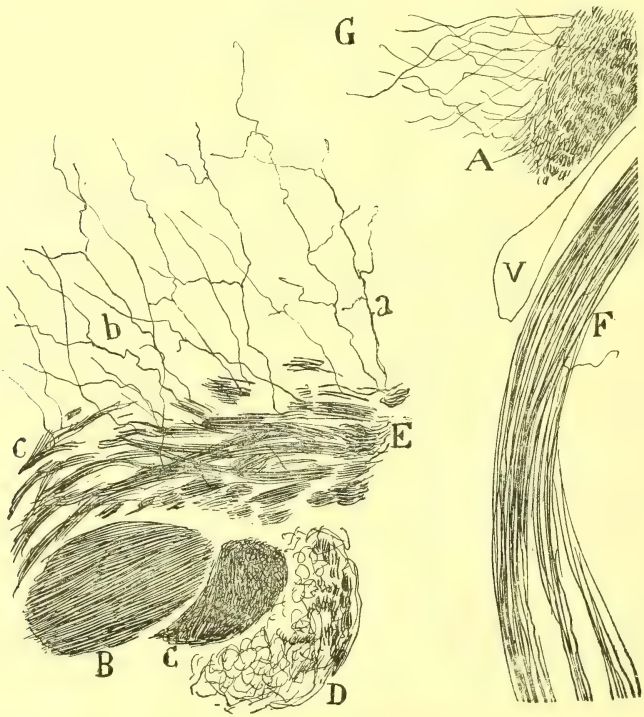


Fig. 829.—Corte sagital muy lateral del septo del ratón de seis días.—A, borde interior de la fimbria; B, parte bulbar de la comisura anterior; D, corte de la *stria cornea*; C, porción esfenoidal de la comisura; E, haz de la *stria cornea* que da colaterales al septo; F, *stria thalami*.

Zuckerkandl, y las cuales marchan lateralmente hacia arriba y afuera para terminarse en las masas gangliónicas externas y superiores del septo, es decir, en las regiones á las cuales no alcanzan las fibras centrípetas de la citada radiación. Algunas ramillas se terminan cerca del epitelio ventricular.

En los cortes sagitales correspondientes á la rata recién nacida, las ramificaciones libres son muy sobrias; á menudo, tales fibras terminales están representadas por una hebra larga varicosa, acabada por una intu-

mescencia. En tales preparados, excesivamente embrionarios, no es fácil distinguir un conductor centrípeto de un axon nacido en el tabique; pero en el conejo y ratón de ocho días, la arborización terminal se complica y el contraste entre ambas especies de tubos se acentúa. La vía centrípeta que nos ocupa viene de las regiones pedunculares infero-internas, y parece representar un sistema de conductores sensitivos ó sensoriales procedentes de focos post-quiasmáticos.

Colaterales de la vía de proyección de la corteza esfenoidal ó thænia semicircularis.—El examen cuidadoso de los cortes horizontales del septo del ratón y conejo, revela la existencia de una vía especial, que no sabemos haya sido mencionada por los autores. Conforme aparece en las figuras 827, H y 829, E, la *thœnia* ó vía de proyección esfenoidal se divide al nivel de la comisura anterior en dos cordones: posterior grueso, que pasa por detrás de esta vía transversal y no es otro que el representado en las figuras 829, B, y 828, B, y anterior más delgado, que marcha primeramente por encima y luego por delante de dicha comisura, y baja después para ingresar, lo mismo que el cordón principal, en la gran vía de proyección olfativa emplazada en la porción infero-interna del pedúnculo cerebral.

Ahora bien; del cordón anterior ó precomisural nacen, cuando éste cruza el plano lateral é inferior del tabique, multitud de colaterales brotadas en ángulo casi recto, las cuales marchan hacia arriba y adelante, arborizándose en el foco gris septal (fig. 829, *b*, *a*). La rama ascendente semeja á veces, por lo robusta, una rama de bifurcación y aun un tallo terminal. Aunque algunas fibras nos han parecido penetrar y agotarse completamente en el tabique, creemos que la inmensa mayoría de los conductores de la tenia destinados á este foco, son ramillas colaterales; el tallo principal continúa su curso hacia abajo y abandona definitivamente la substancia gris septal.

De las observaciones precedentes resulta que, además de otras vías sensitivas ó sensoriales de naturaleza enigmática, la masa gris del *septum lucidum* recibe una importante corriente olfativa, puesto que, según dejamos consignado en otra parte, la citada *thœnia ó stria cornea* nace positivamente de las células de la corteza esfenoidal, donde tiene su arborización terminal la raíz externa del bulbo olfativo.

CAPÍTULO XLVI

CORTEZA INTERHEMISFÉRICA Y GYRUS FORNICATUS.—CÍNGULO

Sus relaciones con el asta de Ammon y corona radiante. — Nervios de Lancisio é Indusium del cuerpo calloso. — Ganglio precalloso. — Núcleo de la punta occipital. — Corteza de asociación.

Corteza interhemisférica en el hombre.—El único autor que ha efectuado un examen algo atento de la textura del *gyrus fornicatus* (primera y segunda límbicas) en el hombre es Hammarberg (1). Según este sabio, el *gyrus cinguli* consta de: 1.°, capa molecular; 2.°, capa de pequeñas células piramidales; 3.°, zona de gruesas pirámides; y 4.°, capa de corpúsculos fusiformes. La capa cuarta ó de los granos falta. La segunda se compone, en realidad, no de formas piramidales, sino de formas globulosas, que Betz consideró fusiformes. A medida que nos aproximamos al cuerpo calloso, adelgázanse las capas, disminuyendo el espesor de las células. En la zona de transición con dicho cuerpo subsiste no más la capa molecular, un resto de pirámides y algunos elementos de la capa cuarta, los cuales yacen horizontalmente.

Nuestras observaciones en el hombre, realizadas en preparados de Nissl, confirman en el fondo las aserciones de Hammarberg, pero añaden algún detalle. Conforme revela la fig. 830, dichas capas son : 1.ª, zona molecular ó plexiforme caracterizada por su notable espesor; 2.ª, capa de las células fusiformes y piramidales pequeñas; 3.ª, capa plexiforme pobre en células; 4.ª, capa de las pirámides grandes y células fusiformes gigantes; 5.ª, capa de las pirámides medianas profundas; y 6.ª, capa de la substancia blanca y corpúsculos polimorfos.

En la capa cuarta no existen verdaderas células gigantes, sino pirámides voluminosas en el plano inferior, de las cuales aparecen diseminadas con irregularidad unas largas y robustas células fusiformes que recuerdan las específicas de la corteza insular. Esta zona, así como la de pirámides medianas, son muy poco espesas en el *gyrus cinguli*, por comparación con las correspondientes de otras circunvoluciones, de las cuales discrepa, sobre todo, dicho *gyrus* por el plexo de fibras nerviosas de la zona tercera, y el carácter fusiforme dominante en los elementos de la segunda.

(1) *Hammarberg:* Studien über Klinik und Pathologie der Idiotie, etc. Upsala, 1895.

Esta textura algo especial nos parece corresponder solamente á los dos tercios inferiores del *gyrus cinguli;* en la parte alta de éste las capas se espesan, el plexo de la zona tercera se hace menos aparente y los gruesos corpúsculos fusiformes de la capa quinta se desvanecen. Teniendo en cuenta este hecho, y considerando además que el cíngulo proviene muy principalmente, según enseñan los preparados de Weigert, de la porción inferior de dicha circunvolución, creemos probable que sólo esta parte del *gyrus cinguli* debe considerarse homóloga de la corteza interhemisférica de los roedores.

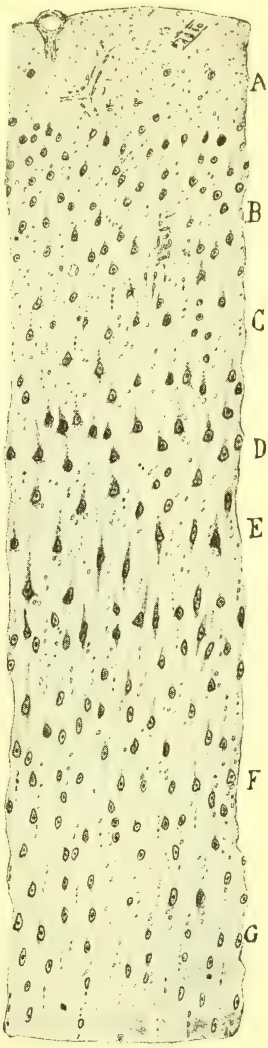


Fig. 830. — Corte de la región inferior del *gyrus cinguli* del hombre. — A, zona plexiforme; B, capa de células fusiformes y piramidales pequeñas; C, zona plexiforme profunda; D, capa de pirámides grandes; E, corpúsculos fusiformes grandes; F, zona de los corpúsculos polimorfos.

Corteza interhemisférica y origen del cíngulo en los pequeños mamíferos. — Tampoco en el gato y perro parece corresponder toda la circunvolución supracallosa á la mencionada región interhemisférica. Así, en el gato, los preparados de Nissl denuncian solamente una textura análoga á la corteza cingular de los roedores, en la mitad inferior ó las tres cuartas del *gyrus supracalloso*. La porción superior incorpora la mayoría de sus fibras de proyección á la corona radiante, dirigiéndose éstas hacia afuera por encima del cuerpo calloso.

En los roedores, el cíngulo proviene de toda la cara interna de los hemisferios y, por consiguiente, es de presumir que la totalidad de la corteza interhemisférica presente los rasgos especiales que acabamos de notar en el *gyrus cinguli* de los animales girencéfalos. Reconócense, en efecto, estos rasgos, y mucho más acusados que en el hombre, gato y perro.

Así, según se ve en la figura 831, en el cavia, conejo y ratón, un corte transversal de la corteza interhemisférica, coloreado por el método de Nissl, presenta las siguientes zonas: 1.ª Desde luego llama la atención el gran espesor de la capa plexiforme (más del doble que el de la región superior de los hemisferios), que alberga algunas células de axon corto y un gran número de fibras

meduladas. 2.ª Por debajo de esta zona aparece una formación granular, que recuerda los granos de la *fascia dentata*. Tales corpúsculos viven apretados formando varias hileras, y afectan una forma en huso ú ovoidea, á veces triangular. 3.ª Después se presenta una capa plexiforme salpicada de corpúsculos piramidales de pequeño ó mediano tamaño, por debajo de la cual aparecen, sucesivamente, las zonas de pirámides grandes (cuarta capa) y de corpúsculos polimorfos (quinta capa). Esta última encierra elementos ovoideos ó fusiformes de talla media, y aun pequeña, residentes entre hacecillos nerviosos radiados.

En suma; la región cortical interhemisférica destaca del resto de los hemisferios en los roedores, por el enorme desarrollo de la capa plexifor-

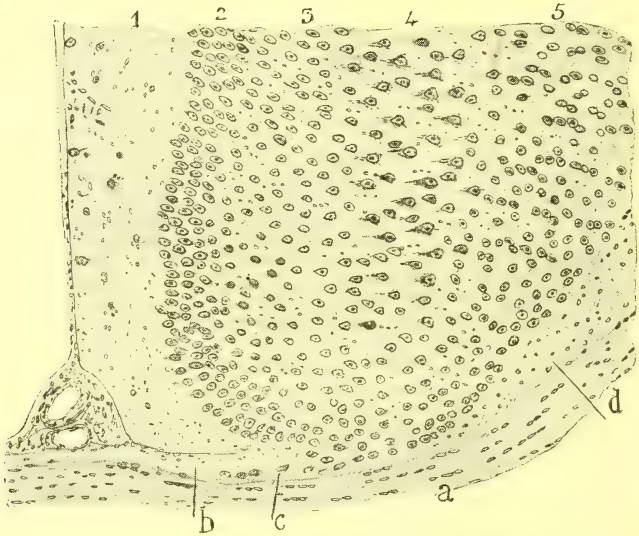


Fig. 831.—Corte de la porción inferior de la corteza interhemisférica del cavia.—1, capa plexiforme; 2, capa de las células fusiformes; 3, zona plexiforme profunda; 4, zona de pirámides grandes; 5, zona de corpúsculos polimorfos; *a*, cuerpo calloso; *b*, corteza de las estrías supracallosas; *d*, cíngulo.—Método de Nissl.

me ó primera; por la sustitución de la zona de pequeñas pirámides; por una capa de corpúsculos fusiformes y ovoideos; por la pobreza de las células piramidales gigantes y medianas, las cuales se disponen en estratos relativamente estrechos, y por la presencia, según detallaremos luego, de un plexo nervioso tupido al nivel de la capa tercera. Este aspecto particular de la corteza interhemisférica, cesa cerca del borde superior de los hemisferios, desapareciendo paulatinamente el plexo de la zona tercera, convirtiéndose los granos ó células fusiformes de la segunda en pirámides genuínas y aumentando en espesor todas las capas.

Pero la fina textura de la región interhemisférica, sólo el método de Golgi puede revelárnosla. Hasta hoy no lo hemos aplicado con éxito más

que en los pequeños mamíferos, singularmente en el ratón de ocho á quince días, al cual se refiere la figura 832. En este animal, la robustez y proximidad del cíngulo á la línea media, así como la brevedad de las capas, son circunstancias favorables al análisis estructural, según hicimos notar ya en nuestro antiguo trabajo sobre la corteza cerebral (1).

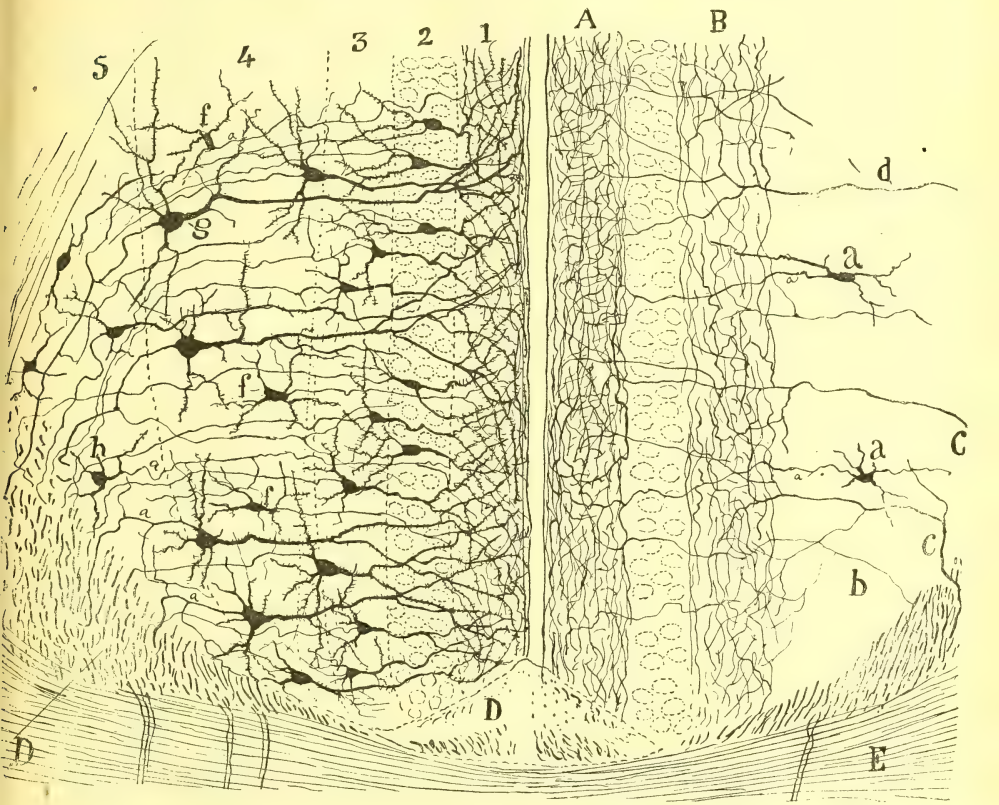


Fig. 832.—Corte transversal vertical de la corteza interhemisférica del ratón de ocho días.—A, zona plexiforme superficial; B, zona plexiforme profunda; D, cíngulo; E, cuerpo calloso; *a*, célula de axon ascendente; *b*, colaterales del cíngulo; *c*, fibras terminales de éste; *g*, célula piramidal grande; *f*, *h*, células de axon ascendente.

Capa plexiforme.—Se caracteriza por la extraordinaria abundancia de sus fibras nerviosas, que engendran un plexo sumamente tupido. Contiene, además, corpúsculos pequeños y medianos de axon corto terminado dentro de la zona, y los penachos terminales de todas las células de las capas subyacentes.

El plexo nervioso consta de los siguientes factores:

1.° *Colaterales de la substancia blanca del cíngulo.* — Estas colatera-

(1) *S. Ramón Cajal:* Structure de l'écorce cérébrale de quelques mamiferes. *La cellule*, 1890.

les, descubiertas por nosotros hace muchos años (1), son numerosas; surgen en ángulo recto de los tubos del cíngulo, ascienden ramificándose á través de las capas inferiores, y se terminan en la plexiforme, mediante una amplia y laxa arborización (fig. 832, *b*).

2.° *Fibras terminales llegadas de la substancia blanca.*—En los cortes horizontales se encuentran, aunque con rareza, fibras ascendentes desprendidas de la substancia blanca, las cuales forman en la substancia gris entera de la región que estudiamos, una extensa arborización, particularmente concentrada en la primera capa (*c*). Los axones de origen no pueden ser seguidos sino en escaso trayecto á lo largo del cíngulo; así, que ignoramos si se trata de conductores ascendentes llegados á través del cuerpo calloso con los manojos del *fornix longus* de Forel ó de la porción terminal de ramas asociativas de bifurcación, brotadas de axones nacidos en el *Gyrus fornicatus.*

3.° *Fascículos ascendentes del cíngulo.* — En los cortes frontales de la mitad anterior de la corteza interhemisférica, hemos visto algunas veces perfectamente teñidos ciertos robustos fascículos, que desprendiéndose del cíngulo (fig. 833, B), de la porción más interna de éste, cruzaban oblícuamente la substancia gris y ganaban la zona plexiforme, donde se tornaban tangenciales, reforzando notablemente el plexo nervioso terminal de esta capa. Según se aprecia en la figura 833, A, la mayoría de estas fibras siguen en la zona primera curso oblícuo hacia adelante y arriba, invadiendo una parte de la corteza superior, y estableciendo acaso conexiones con otras regiones cerebrales. Buen número de tales fibras cingulares ascendentes parecen acabar en la corteza interhemisférica, y en ellas se observan colaterales destinadas unas á la zona primera, repartidas otras en las subyacentes (fig. 833, *a*).

4.° *Axones ascendentes de Martinotti.*— Provienen de corpúsculos fusiformes ovoideos ó estrellados, repartidos por todo el espesor de la corteza, pero particularmente localizados en las zonas cuarta y quinta (figura 832, *a*, *f*).

Capa de las células ovoideas y triangulares.—Se compone en los pequeños mamíferos de varias hileras de corpúsculos apretadísimos que, en los preparados de Nissl, exhiben el aspecto de los granos de la fascia dentata ó de la retina. En los de Golgi, poseen figura ovoidea, triangular ó fusiforme. Su cuerpo es liso y sólo emite expansiones por sus polos. Estas expansiones suelen ser : una ó dos ascendentes terminadas por penachos en la capa plexiforme; una ó dos dendritas descendentes, resueltas en varios ramitos al nivel de la zona tercera ó plexiforme profunda, y un axon fino que brota, ya del soma, ya del tallo descendente, cruza sumi-

(1) *S. R. Cajal:* Pequeñas comunicaciones anatómicas. — II. Sobre la existencia de colaterales y bifurcaciones en las fibras de la substancia blanca del cerebro. Diciembre, 1890.

nistrando colaterales á esta última capa, y gana, finalmente, la substancia blanca cingular, donde se continúa con un tubo medulado delgado.

Zona plexiforme profunda.—Así llamada porque á su nivel existe un plexo nervioso tupido, casi tan rico como el de la capa primera, y formado por la concurrencia y arborización colateral ó terminal de las siguientes fibras : *a*) ramas colaterales de tubos desprendidas de la substancia blanca ; *b*) ramas terminales de colaterales brotadas del cíngulo; *c*) finas colaterales emanadas del axon de los elementos de la zona segunda; *d*) ramificaciones terminales y colaterales nacidas de elementos subyacentes de axon ascendente (fig. 832, B).

Pero, además, contiene esta zona algunas pirámides pequeñas y medianas (fig. 832, 3) y tal cual célula de axon corto y ascendente.

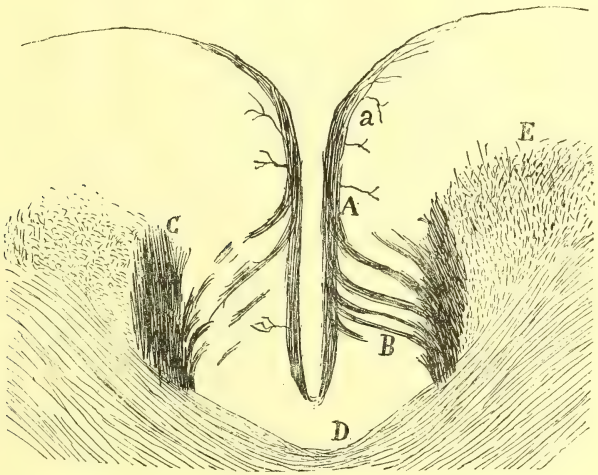


Fig. 833.—Corte frontal del cerebro del ratón. Porción anterior de la substancia interhemisférica.—A, capa plexiforme de la corteza interhemisférica; D, cuerpo calloso; C, cíngulo; B, haces perforantes terminando en la capa plexiforme.

Zona de las pirámides medianas y grandes.—Como se ve, en la figura 832, 4, afectan tales células el tipo piramidal legítimo, poseyendo un tallo radial ramificado en la zona primera, expansiones basilares distribuídas dentro de la capa cuarta ó en la subyacente, y un axon robusto, que marcha hacia afuera y abajo, continuándose con un tubo del cíngulo. De este axon brotan varias colaterales, algunas recurrentes, las cuales pueden ganar la zona tercera y hasta la misma primera. De ordinario, los corpúsculos yacentes en plano más profundo son los más voluminosos y casi merecen el nombre de células gigantes (fig. 832, *g*). En la citada zona no faltan nunca elementos de axon ascendente.

Zona de las células polimorfas. — En esta capa, que es estrecha y de forma triangular, yacen algunos elementos piramidales de talla mediana,

células de parecido volumen, pero de figura triangular, y tal cual corpúsculo ovoideo ó fusiforme de axon ascendente, prolongado hasta la capa primera, donde se ramifica (fig. 832, *h*).

La especial estructura de la corteza interhemisférica, se prolonga, según hemos dicho ya, en el ratón, conejo y cavia, por toda la cara interna de los hemisferios, extendiéndose, además, por delante, á la punta frontal, y por detrás, á lo largo de los hemisferios, hasta la parte media ó algo más arriba del borde posterior del lóbulo occipital, es decir, hasta el paraje en que comienza el foco presubicular.

En toda esta enorme área de substancia gris, aparecen las mismas capas y se establecen esencialmente las mismas conexiones ; sin embargo, hay dos parajes donde se presentan algunas variantes de disposición, como son : el *ganglio precalloso*, ó sea la porción de la corteza gris in-

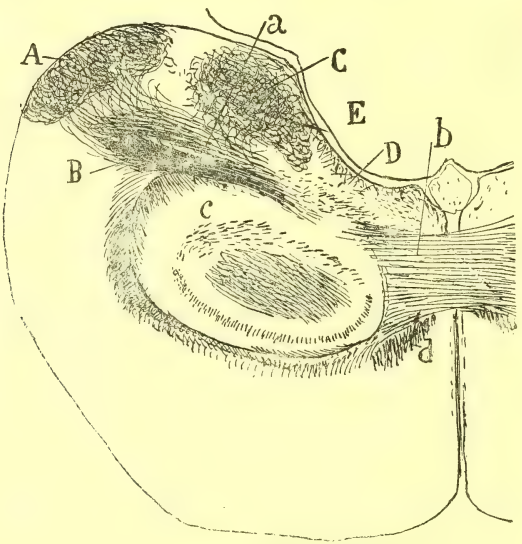


Fig. 834.— Corte horizontal algo oblícuo de un hemisferio cerebral del ratón de pocos días. — A, foco esfenoidal superior ; C, foco presubicular ; B, cordón esfenoamónico cruzado; D, foco de la punta occipital ; E, tubérculo cuadrigémino anterior ; *a*, corriente inicial de los haces esfeno-amónicos perforantes ; *b*, cuerpo calloso; *c*, asta de Ammon; *d*, cíngulo.

terhemisférica, situada inmediatamente por encima de los bulbos olfatorios; y el *ganglio arqueado ó de la punta occipital*, extensa faja gris extendida desde lo alto de la punta occipital hasta el presubículo.

Ganglio precalloso. — No lejos del pedículo del bulbo y por debajo y delante de la rodilla callosa, la corteza interhemisférica se caracteriza por el gran desarrollo de la zona primera, en la cual penetran numerosos haces perforantes del cíngulo, por la delgadez de éste, que se reduce á una lámina arqueada que costea la rodilla del cuerpo calloso, y final-

mente, por la reducción total del espesor del foco, á cuyas expensas crece la substancia gris de la punta frontal.

El *foco arqueado ó de la punta occipital* fué ya analizado en otro tiempo por nosotros (1). Caracterízase, sobre todo, por el gran desarrollo del plexo de la zona tercera, el cual es, en gran parte, medulado, según manifiestan los preparados de Weigert-Pal (fig. 836, *a*), por la gran riqueza en células piramidales medianas y grandes (zonas tercera y cuarta), y sobre todo por ser origen de una gran cantidad de fibras postero-anteriores del cíngulo. En la fig. 835, *d*, puede verse el comportamiento de los axones nacidos en este territorio. Los procedentes de lo alto, es decir,

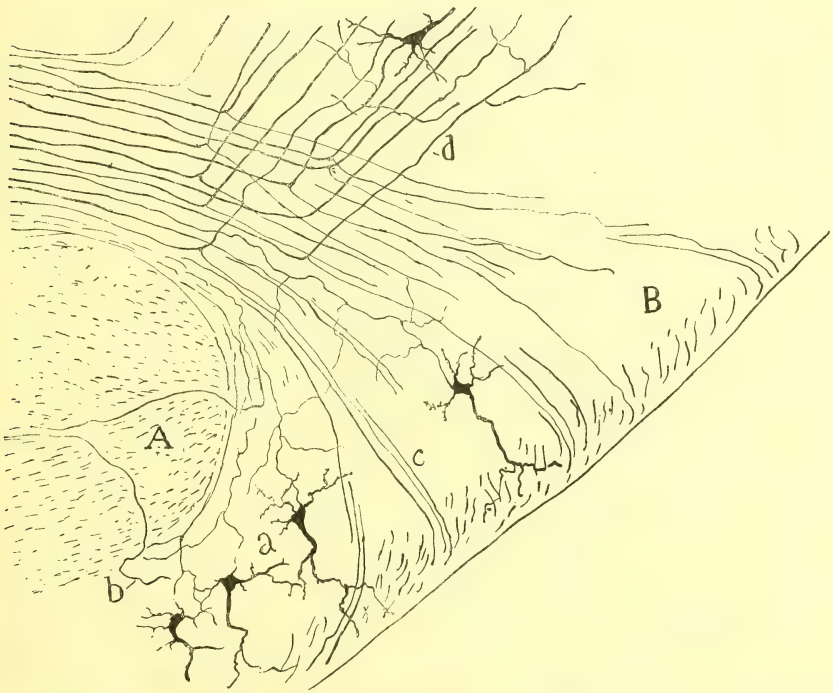


Fig. 835. — Corte sagital del cabo posterior ú occipital del cerebro (ratón de diez días.—A, rodete del cuerpo calloso ; B, foco de la punta occipital ; *a*, células de la porción inferior de este foco, cuyos axones iban hacia el cíngulo ; *b*, fibra destinada al *fornix longus; d*, axones bifurcados; *c*, fibras perforantes para la capa plexiforme del foco de la punta occipital.

de la punta occipital propiamente dicha, descienden hasta el plano del cíngulo y se dividen en su mayoría en rama gruesa anterior y rama fina posterior : la anterior marcha hacia adelante, continuándose verosímilmente con una fibra de proyección ; mientras que la otra desciende más ó menos por detrás del rodete del cuerpo calloso, y acaba por ganar, cru-

(1) *S. R. Cajal:* Estructura de la corteza occipital de los pequeños mamíferos. *Anales de la Sociedad española de Historia natural.* Tomo XXII, 1893.

zando la substancia gris, la zona plexiforme del ganglio que estudiamos. Pero los axones originados en las porciones medias é inferiores del foco, suelen ser ascendentes, incorporándose, en parte, al cíngulo y, en parte, al *fornix longus* de Forel, para formar el cual perforan el rodete del cuerpo calloso. En su camino por la substancia gris, emiten colaterales recurrentes (fig. 835, *a*) y alguna rama larga, ascendente ó descendente, que marcha por la substancia blanca subyacente y cuyo paradero es di-

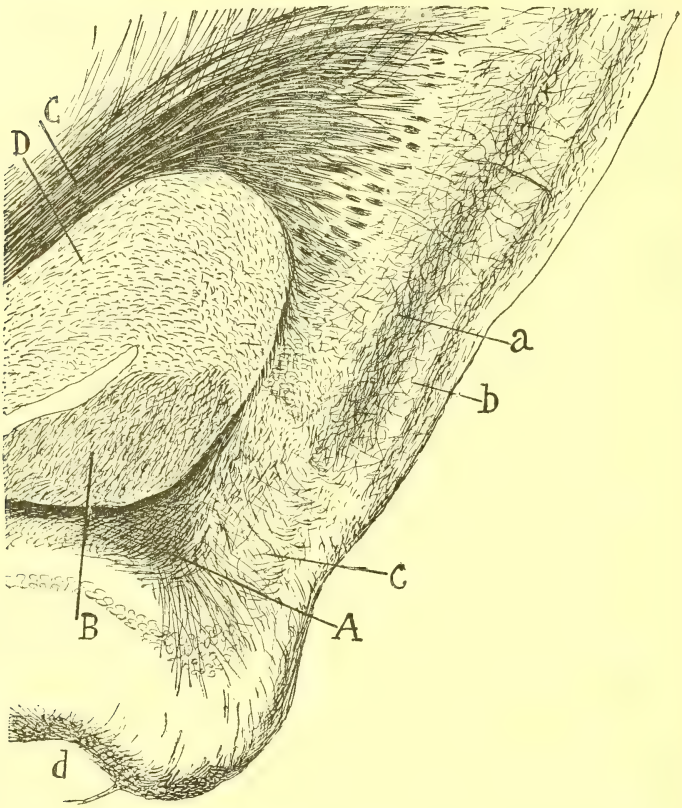


Fig. 836.—Corte sagital del cerebro del cavia-cobaya.—A, sección de la vía esfeno-amónica homolateral ascendente; B, cordón esfeno-amónico cruzado; C, cíngulo; D, cuerpo calloso. (Método de Weigert-Pal).

fícil de establecer. Las fibras terminales, la mayoría de las cuales proceden del cíngulo, abundan mucho en el foco de la punta occipital, engendrando un plexo extendido por todas las capas, aunque particularmente concentrado en la tercera. En la fig. 837, *h*, reproducimos algunas de estas fibras terminales, desprendidas del cíngulo ; con frecuencia, en el punto de inflexión del tubo, para hacerse ascendente, brota una colateral que marcha cierto trecho por la substancia blanca.

Cíngulo y substancia blanca del gyrus fornicatus. — Cuando se estudia una serie completa de cortes frontales del ratón, cavia y conejo, coloreados por el método de Weigert ó de Golgi, se reconoce, por encima del cuerpo calloso é inmediatamente por debajo y fuera de la substancia gris interhemisférica, un robusto cordón de substancia blanca, que fué ya estudiado y representado por Ganser (1). Según dicho sabio, este cordón, perfectamente limitado en los roedores, sería independiente de la cápsula interna y correspondería probablemente al fascículo longitudinal superior del hombre. Su probable misión, dice Ganser, es enlazar entre sí diversos territorios del *gyrus fornicatus*. En nuestro trabajo de 1890 (2), reprodujimos también nosotros el citado cordón, aunque sin distinguir sus regiones, probando por primera vez que sus axones se originan de la substancia gris interhemisférica, y siguen un curso antero-posterior. Pero no habiendo sido entonces nuestro ánimo analizar las conexiones del cíngulo, nada dijimos de su modo de terminar en el asta.

En general, los sabios que modernamente han estudiado esta vía, tales como Beevor (3), Kölliker (4), Edinger (5), Dejerine (6), Elliot-Smit, etc., se inclinan á estimarla como una vía antero-posterior de asociación múltiple, compuesta de fibras cortas y extendidas desde el *gyrus hippocampi* hasta el espacio perforado anterior. En él no existirían, pues, conductores tan largos como el cordón, y sólo un autor, Kölliker, afirma su continuidad parcial con el *fornix longus* de Forel.

Nuestras observaciones recaídas en los pequeños mamíferos, prueban perentoriamente estos cuatro hechos fundamentales: 1.° El cíngulo contiene, además de vías cortas equivalentes á las mencionadas por Beevor en la corteza humana, una vía larguísima que ocupa toda ó casi toda la longitud cingular. 2.° El cíngulo se termina posteriormente, por lo menos en gran parte, mediante arborizaciones libres en el espesor del subículo y asta de Ammon. 3.° La extremidad anterior del cíngulo desciende, no á la región olfatoria, sino á la corona radiante, representando, por tanto, una vía de proyección. 4.° En fin, las fibras del cíngulo nacen en células de la corteza interhemisférica, equivalentes á las del *gyrus cinguli* de la corteza humana.

Detallemos ahora la composición, marcha, orígenes y terminaciones del cíngulo ó substancia blanca principal del *gyrus fornicatus*, tal como se nos aparece en los preparados de Golgi de los pequeños mamíferos.

(1) *Ganser: Loc. cit.*

(2) *Cajal*: *La Cellule*, tomo VII.

(3) *Beevor*: On the Course on the fibres of the cingulum and the posterior parts of the corpus callosum and fornix on the Marmoret Monkey. *Phil. Transac.*, 1891.

(4) *Kölliker*: Lehrbuch des Gewebelehre, 2 Bd. p. 780, fig. 803. Véase también: Ueber Fornix longus von Forel und die Riechstrahlungen im Gehirn des Kaninchen. *Verhandl des Anat. Gesellsch.*, 1894.

(5) *Edinger:* Vorlesungen ueber den Bau der nervöse Centralorgane, etc., 6 Aufl., 1900.

(6) *Dejerine*: *Loc. cit.*, pág. 749 y siguientes.

Comencemos por establecer que no reputamos homólogo de la vía cingular del hombre todo el cordón blanco supracalloso, situado debajo de la substancia gris fisural de los roedores. En realidad, este cordón sagital robusto, cuya sección es semilunar en el conejo y ratón, consta de dos haces muy distintos: 1.° El *interno ó de tubos gruesos*, residente inmediatamente por debajo de la substancia gris específica, antes descrita, y originado de las células de la misma. Este fascículo nos parece corresponder por completo al cíngulo del hombre, por lo cual lo designaremos en adelante *cíngulo ó cordón sagital del gyrus fornicatus*. 2.° El *haz externo* ó de fibras delgadas, que llamaremos *fascículo arqueado ó longitudinal superior de los hemisferios*. Este importante haz, colocado por fuera del precedente, es mucho más ancho y forma eminencia hacia arriba y afuera. El análisis de sus fibras nos ha probado que representa una vía de asociación entre las regiones anteriores y posteriores de la corteza superior de los hemisferios. Sus conductores no intervienen, por consiguiente, en la formación del cíngulo, ni mantienen relaciones con el asta de Ammon. Estimamos probable que el citado fascículo arqueado corresponda al *cordón arqueado ó longitudinal* de Burdach del hombre. Podría asimismo representar en parte al haz *occipito-frontal* de Forel y Onufrowicz. Ambas vías, bien desarrolladas y diferenciadas en el hombre, hallaríanse quizá en los pequeños mamíferos confundidas en un solo cordón sagital (fig. 833, C, E).

Las dos mencionadas porciones de la substancia blanca supracallosa, á saber: el *cíngulo* y *el cordón arqueado*, aparecen poco separadas en los preparados de Weigert-Pal; pero se muestran perfectamente diferenciadas en los de Golgi, en los cuales el cíngulo se tiñe de preferencia ostentando fibras más gruesas que el fascículo arqueado. En dichos cortes frontales se aprecia bien que el cíngulo forma una masa creciente en espesor de delante á atrás, llegando al máximo en la proximidad de la punta occipital.

Para apreciar claramente el origen y terminación de las fibras cingulares, los cortes más demostrativos son los sagitales y horizontales. En los horizontales, de los cuales reproducimos uno algo esquematizado en la fig. 837, A, aparecen con entera evidencia en el cíngulo tres categorías de fibras.

1.ª Axones directos nacidos de las pirámides interhemisféricas, los cuales corren hacia atrás ganando el rodete del cuerpo calloso y foco de la punta occipital.

2.ª Axones directos de igual origen, los cuales marchan hacia adelante rodeando la rodilla del cuerpo calloso y asaltando el cabo anterior del tabique transparente. Semejantes axones son mucho más numerosos que los precedentes, y abundan sobre todo en la región supracalllosa de la corteza interhemisférica (fig. 837, *a*).

3.ª Axones bifurcados en rama frontal delgada y dorsal gruesa, ó al revés, en rama frontal robusta y dorsal fina, ó en fin, divididos en dos ramas iguales. La rama posterior ó caudal, se dirige en la mayoría de los

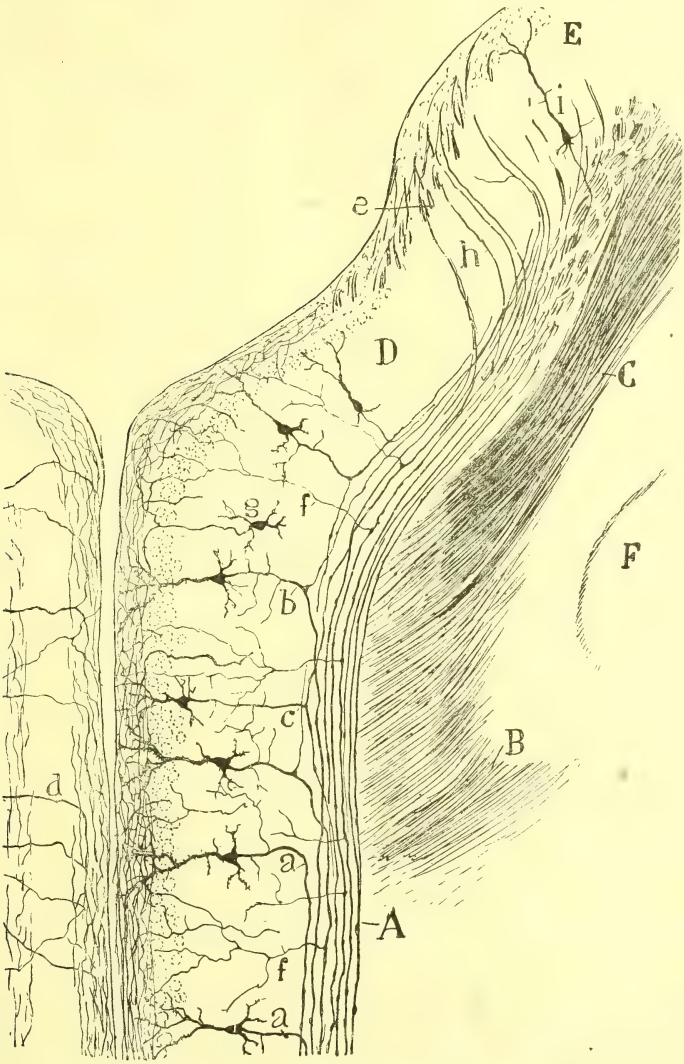


Fig. 837.—Corte horizontal del encéfalo del ratón de ocho días. — A, cíngulo; B, cuerpo calloso; C, cordón angular ó esfeno-amónico cruzado; D, foco de la punta occipital; E, subículo; F, asta de Ammon cortada tangencialmente; *a*, axon dirigido hacia adelante; *b*, axon bifurcado en rama anterior y posterior; *f*, colaterales terminadas en la corteza interhemisférica; *g*, células de axon ascendente; *h*, haces perforantes para el subículo.

casos hacia atrás, hacia el foco de la punta occipital; la anterior ó frontal, después de recorrer la cara superior de la comisura callosa, se pierde en el cuerpo estriado (figs. 835, *d* y 837, *b*, *c*).

Estos tubos bifurcados constituyen la gran mayoría de los conductores cingulares; una buena parte de los cuales, corresponde á la variedad citada cuya rama caudal es más delgada que la frontal (fig. 837, *b*). Es, pues, lícito afirmar que las fibras de la porción posterior del cíngulo son en su mayoría ramas dorsales nacidas de axones de la corteza interhemisférica; mientras que las fibras de la porción anterior representan la continuación de las ramas frontales. El comportamiento de las primeras nos prueba que constituyen en realidad un sistema de asociación, en tanto que el curso y paradero de las segundas nos dicen que representan un sistema de proyección.

Terminación de las ramas anteriores.—¿Cuál es la suerte ulterior de las ramas divisorias y tubos indivisos dirigidos hacia adelante? Los cortes frontales muy anteriores, así como los sagitales paralelos al cíngulo, nos enseñan de un modo indudable que casi todas estas fibras postero-anteriores después de rodear la rodilla y pico del cuerpo calloso, descienden en manojos por la parte anterior del tabique transparente, ganan la cabeza del cuerpo estriado y se incorporan en definitiva al sistema de fibras de proyección. No todos los conductores cingulares descendentes marchan al cuerpo estriado; algunos, según revela la citada fig. 838, D, llegados que son por dentro de la prolongación frontal del cuerpo calloso, asaltan oblícuamente la capa molecular donde engendran en unión de otras más precozmente arribadas, un plexo muy tupido de fibras nerviosas preferentemente paralelas y verticales. Puesto que jamás se consigue observar la incorporación de tales conductores ascendentes á la corona radiante, nos inclinamos á estimarlos como ramas de asociación terminadas en la zona plexiforme.

Fornix longus de Forel.—Las fibras de proyección que pasan por delante de la rodilla del cuerpo calloso, nos parecen pertenecer en su mayoría á las neuronas de la cisura interhemisférica yacentes en la mitad anterior de ésta. Pero las nacidas en corpúsculos más posteriores, particularmente en el foco de la punta occipital, á fin de evitar el largo rodeo que resultaría si, para ganar el cuerpo estriado, se asociaran á las anteriores, perforan por diferentes puntos el cuerpo calloso, y después de penetrar en el espacio que media entre esta comisura y el psalterio dorsal, descienden á través del tabique hasta las zonas inferiores del cuerpo estriado.

Tales conductores perforantes no son otros que los hacecillos descendentes del *fornix longus* de Forel, bien descritos por Ganser, Honegger, Edinger y, sobre todo, por Kölliker, que los ha demostrado recientemente en la corteza humana. En sentir de este sabio, las fibras perforantes contendrían probablemente conductores ascendentes y descendentes; los ascendentes emanan quizá del tubérculo mamilar interno, y se terminan en el asta de Ammon; los descendentes proceden verosímil-

mente del *gyrus fornicatus*, taladran el cuerpo calloso más frontalmente que los otros, descienden por el tabique, participan en la *radiación olfativa del septo* de Zuckerkandl y se terminan, finalmente, en el ganglio basal de Ganser.

Nuestros estudios no nos han permitido confirmar la existencia en el *fornix longus* de fibras ascendentes, las cuales, si existen, prodrían muy bien no marchar solamente al asta de Ammon, sino á la misma corteza del *gyrus fornicatus*.

Según revelan las figs. 825, C y 820, D, donde aparece la porción des-

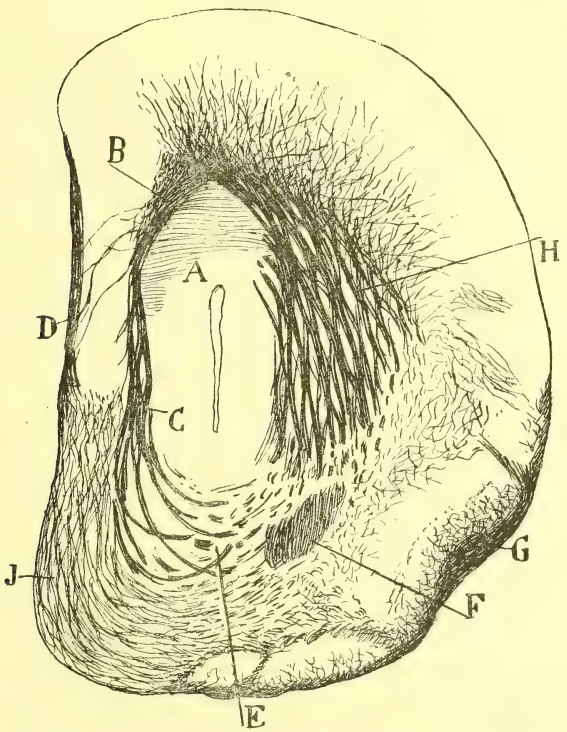


Fig. 838.—Corte transversal del lóbulo frontal del ratón de cuatro días.—A, radiación frontal del cuerpo calloso; B, porción anterior del cíngulo; C, haces descendentes anteriores del cíngulo; D, capa plexiforme del cabo anterior de la corteza interhemisférica con fibras perforantes llegadas del cíngulo; E, región donde se hacen sagitales los haces del cíngulo; F, comisura anterior; G, raíz olfativa externa; H, cuerpo estriado.

cendente del *fornix longus*, los citados conductores perforantes se reunen, después de atravesar el cuerpo calloso, cerca de la línea media, en pleno tabique transparente, desde donde bajan flexuosos hasta el plano inferior del cerebro, confundiéndose en su marcha con la radiación olfativa de Zuckerkandl, y con las fibras del *fornix inferior*. Como dicha radiación

se incorpora, según veremos más adelante (1), á la corona radiante, sin tocar en focos olfativos, con los cuales tampoco establece, al parecer, relación el *fornix inferior*, creemos que el *fornix longus* representa la vía de proyección de las porciones posteriores y medias del *gyrus fornicatus*, vía que, por razones de economía de trayecto y de protoplasma, se fragua á través del cuerpo calloso, en vez de seguir el ordinario camino.

Terminación posterior de las fibras del cíngulo.—Las ramas posteriores de bifurcación de los axones nacidos en la corteza interhemisférica, pueden clasificarse, desde el punto de vista de su modo de terminación, en tres categorías : 1.ª, fibras terminadas en la corteza del foco de la punta occipital ; 2.ª, fibras perforantes destinadas á la zona plexiforme de este ganglio, y 3.ª, fibras consagradas al subículo y asta de Ammon.

Estas últimas, las más numerosas é importantes, bajan rodeando el *splenium* del cuerpo calloso y, después de constituir la substancia blanca del foco de la punta occipital, se remontan, reunidas en hacecillos, á la capa primera de la corteza subicular, donde marchan confundidas con los contingentes más altos de la gran vía esfeno-amónica, para terminarse en el asta de Ammon y fascia dentata (figs. 837, *h* y 835, *c*).

Las ideas que acabamos de exponer, coinciden en sus líneas generales con el resultado del método de las degeneraciones. Recientemente Probst (2), sin conocer nuestros trabajos, ha probado que, cuando se corta el cíngulo, sus fibras degeneran hacia adelante y hacia atrás, pudiendo seguirlas hasta la circunvolución del hipocampo. En cambio, si se corta el asta de Ammon y circunvolución hipocámpica, el cíngulo se mantiene incólume, así como cuando se extirpa el bulbo olfativo y la esfera motriz. Las fibras, pues, cingulares, destinadas á aquella circunvolución, proceden de la corteza interhemisférica.

De todo lo expuesto sobre la substancia blanca de la corteza interhemisférica, resulta que este foco cerebral da origen á tres clases de fibras: conductores de proyección destinados á focos inferiores aún desconocidos ; conductores de asociación á cortas distancias, destinados á enlazar entre sí áreas algo alejadas del mismo ganglio interhemisférico, y conductores de asociación á larga distancia, terminados en el subículo y asta de Ammon. ¿Existen, además, en la citada corteza fibras comisurales ó callosas? En el hombre, tales conductores parecen existir (véase, por ejemplo, Dejerine) ; pero en los pequeños mamíferos, según hemos consignado en otro trabajo (3), no hemos logrado ponerlo de manifiesto, hecho negativo que adquiriría gran importancia teórica si pudiera generalizarse á otras regiones de asociación del cerebro. Acaso las fibras callosas nacidas en el *gyrus cinguli* humano provengan exclusivamente de la porción superior no cingular ó no específica de esta circunvolución.

(1) *S. R. Cajal:* Textura del *septum lucidum*. Véase *Rev. trim. micr.*, t. VI, 1902.

(2) *M. Probst*: Ueber die Rinden-Sehhügelfasern des Riechfeldes über das Gewolbe, die Zwinge, &. *Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil.*, II, III u IV, Heft. 1903.

(3) *S. R. Cajal*: Estructura de la corteza motriz. *Rev. trim.* Vol. V.

Una gran laguna queda todavía por llenar en este breve estudio sobre la estructura y conexiones de la corteza interhemisférica : el origen y terminación de sus fibras centrípetas. Ignorancia lamentable, pues mientras desconozcamos la procedencia y naturaleza funcional de las fibras aferentes, será imposible sacar de los hechos consignados ninguna deducción fisiológica algo segura.

Estrías longitudinales ó supracallosas. — Según es bien sabido, desde los trabajos de Lancisio, Valentín, Jastrowitz, Golgi, Henle, Honegger, Giacomini, Zuckerkandl, etc., la cara superior del cuer-

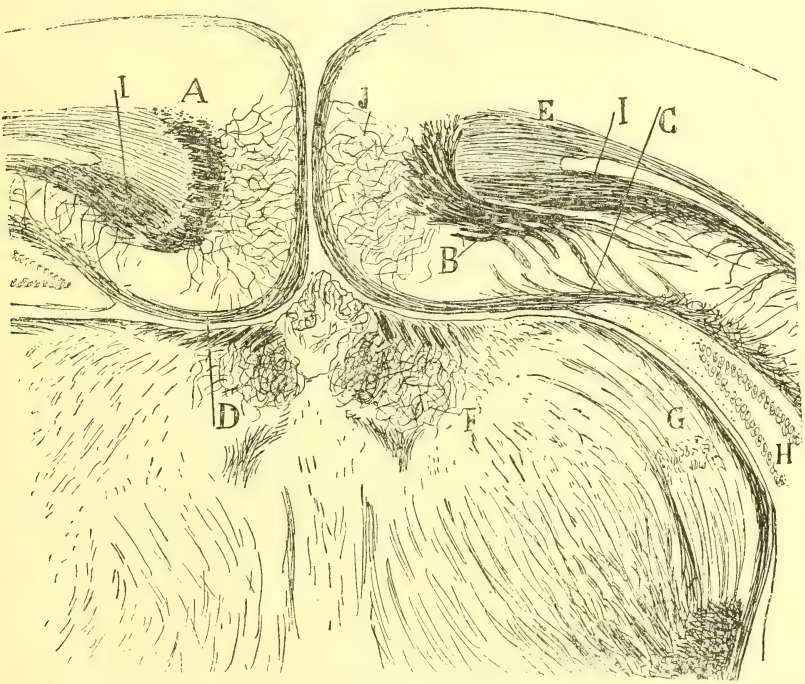


Fig. 839.—Corte frontal de los hemisferios cerebrales por detrás del cuerpo calloso (ratón de diez días). En un lado el corte pasa por un plano más anterior que en el otro.—A, cíngulo de un lado cortado de través ; B, cíngulo que se arquea para colocarse por debajo del haz angular ó cruzado; C, haces perforantes dirigidos al subículo; D, fibras de la capa plexiforme interhemisférica continuadas con las superficiales del asta de Ammon; E, cuerpo calloso; F, foco de la habénula; G, cuerpo geniculado externo; I, cordón esfeno amónico cruzado; J, plexo de fibras colaterales y terminales nacido del cíngulo.

po calloso aparece surcada por un sistema de fibras sagitales, distribuídas en dos cordones : la *estría interna* ó *nervio de Lancisio*, situada no lejos de la línea media ; y la *estría lateral*, colocada en plano más externo y recubierta por la substancia gris del *gyrus fornicatus*. Las relaciones que algunos autores han creído hallar entre dichos cordones supracallosos y los focos olfativos primarios, nos obligan á decir aquí algunas palabras sobre la estructura y conexiones terminales de las mismas.

Nuestros estudios han recaído en las estrías supracallosas de los roedores, principalmente del conejo y el ratón. Creemos, sin embargo, que los resultados de estas observaciones pueden, sin escrúpulo, generalizarse al hombre y animales girencéfalos.

En los roedores, los nervios de Lancisio constituyen la substancia blanca rudimentaria subyacente á una corteza gris de sección triangular, que ocupa el fondo de la cisura interhemisférica. Esta corteza no es otra cosa que el *indusium* del cuerpo calloso, cuyas células nerviosas notó ya Valentín (1). Las *estrías laterales* no son bien aparentes y están representadas por un delgado plano de tubos nerviosos que enlaza los citados nervios de Lancisio con el borde interno del cíngulo (fig. 840, D).

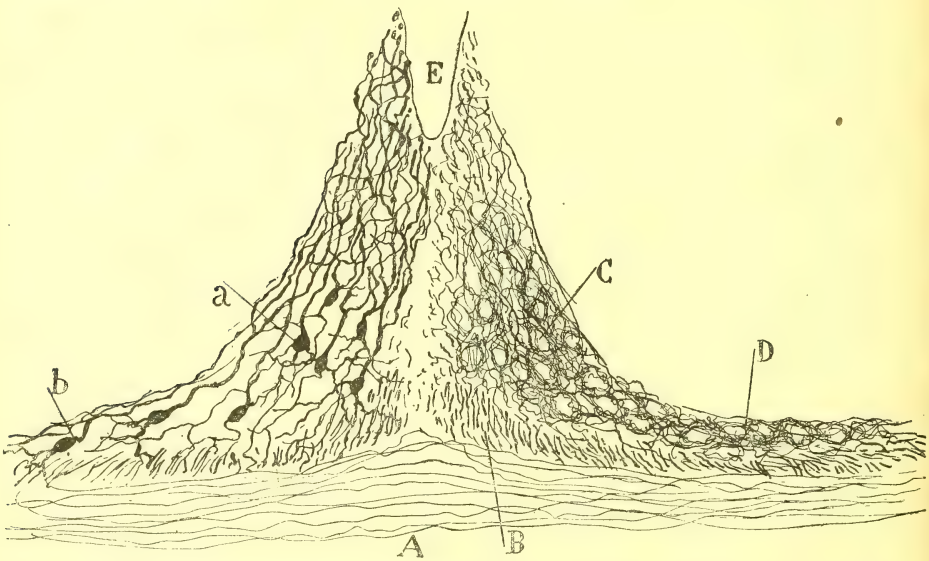


Fig. 840. —Corte transversal del *indusium* y estrías supracallosas del conejo de diez días. En la izquierda presentamos las células y en la derecha los plexos nerviosos. — A, cuerpo calloso; B, nervios de Lancisio; D, plexos de la estría externa; C, plexos del *indusium*; E, cisura interhemisférica; *b*, células de la estría externa.

Origen de la estría interna. — La opinión general pone el origen de las estrías en los focos olfativos. Según Blumeneau (2), los nervios de Lancisio se enlazarían con la esfera olfativa por dos caminos: uno *indirecto*, representado por un grupo de fibras que se termina en la substancia blanca de la circunvolución primera frontal, desde la cual saldrían conductores para el bulbo olfatorio; y otro *directo*, formado por un plano superficial de fibras del *rostrum* (conexionado también con la *stria*), continuadas en parte con la raíz olfatoria interna. Diversos autores admiten,

(1) *Valentín*: Neurologie, pág. 244.

(2) *Blumeneau*: Zur Entwickelunggechichte und feineren Anatomie des Hirnbalkens. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. 37, 1890.

con ligeras variantes, estos orígenes, entre ellos Déjerine (1), para quien la estría ó raíz olfativa interna se continúa, en parte con los nervios de Lancisio, en parte con las fibras del pedúnculo del septo lucido.

Nuestras observaciones ya antiguas (2), efectuadas con el método de Golgi, prueban que una buena porción, y acaso todas las fibras de la estría interna supracallosa, tienen su origen en el axon de las células nerviosas del *indusium* ó corteza gris rudimentaria del suelo de la hendidura interhemisférica. Estas células, que son pirámides cerebrales atrofiadas, poseen: un cuerpo colocado profundamente, un tallo radial que falta en los elementos más superficiales, un penacho dendrítico ascendente ex-

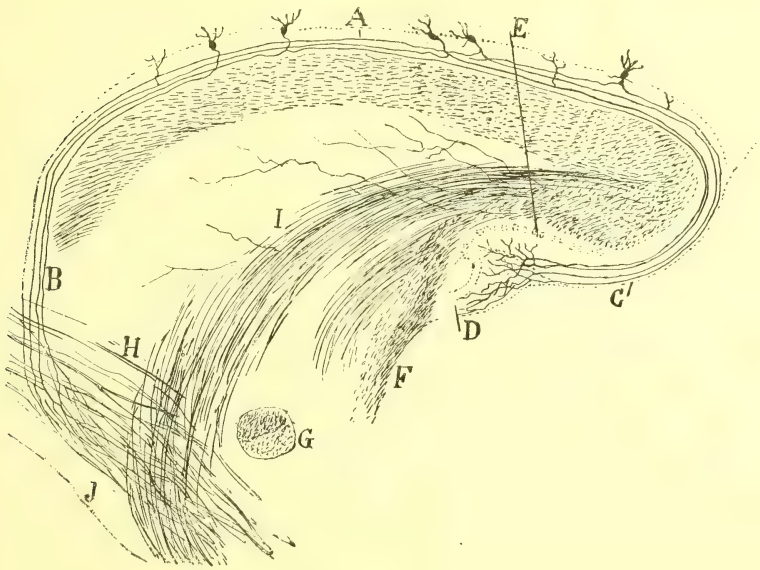


Fig. 841. — Corte sagital semiesquemático del cuerpo calloso, nervio de Lancisio y fascia dentata del encéfalo del ratón de pocos días. — A, nervio de Lancisio; B, fibras de proyección de éste; C, fibras del mismo para la fascia dentata; D, fascia dentata; E, asta de Ammon; I, radiación de Zukerkandl; F, fimbria; G, comisura anterior.

tendido por una capa molecular homóloga á la plexiforme de la corteza común y, finalmente, un axon descendente, el cual, llegado á la inmediación del cuerpo calloso, suele bifurcarse en rama frontal y rama caudal. En algunas células, esta expansión se limita á doblarse, ya hacia adelante, ya hacia atrás, sin emitir ramas en dirección contrapuesta. Del curso sagital de estas fibras brotan colaterales arborizadas en el *indusium*, y, sobre todo, en la zona molecular ó plexiforme. En la figura 840, C, mos-

(1) *Déjerine*: Anatomie des centres nerveux, vol. I.

(2) *S. Ramón y Cajal*: Structure de l'écorce cérébrale de quelques mamiferes. *La Cellule*, tomo VII, 1891.

tramos los plexos pericelulares, singularmente ricos, formados en torno de las células del *indusium* por las fibrillas colaterales, entre las que se mezclan, sin duda, algunos tubos terminales.

En suma: la *estría interna*, como el cíngulo, consta de tres especies de fibras nacidas en la corteza supracallosa : fibras bifurcadas en ramas anterior y posterior, fibras no bifurcadas de curso frontal, y fibras indivisas de curso dorsal. Todas ellas pueden clasificarse también en conductores de proyección que descienden al cuerpo estriado, conductores de asociación intrafocal terminados por arborizaciones libres en el *indusium*, y conductores de asociación extrafocal, que se dirigen á la *fascia dentata*.

Fibras de proyección.—Cuando se examinan cortes sagitales próximos á la línea media del encéfalo del ratón de pocos días, se observa á menudo que una buena porción de los tubos de los nervios de Lancisio pasan por delante de la rodilla y pico del cuerpo calloso, costean el borde anterior del tabique transparente, y ladeándose hacia afuera se pierden entre los paquetes de fibras olfativas de segundo orden que cruzan de delante á atrás la cabeza del cuerpo estriado (fig. 841, B). Aun cuando no hemos podido seguir en todo su itinerario descendente las fibras de la estría, creemos que se incorporan al cuerpo estriado, á la manera de las fibras de proyección de otros lugares corticales, por varias razones : 1.ª, porque en el plano inferior de la cabeza del cuerpo estriado dirígense hacia atrás, alcanzando regiones muy posteriores del cerebro anterior ; y 2.ª, en fin, porque ninguna de ellas parecía marchar en dirección del bulbo olfativo, ni se la sorprendió en el interior del tubérculo olfativo.

Pero además de estas fibras de proyección anteriores, existen algunas perforantes, bien descritas por Vogt y Kölliker, las cuales atraviesan por diferentes parajes el cuerpo calloso é ingresan en el *fornix longus* de Forel.

Estas fibras perforantes son relativamente abundantes en el tercio posterior de la *estría* y en las inmediaciones del rodete del cuerpo calloso, pero en su mayoría no provienen, según se aprecia en la fig. 805, *a*, de los nervios de Lancisio, sino de las estrías laterales, ó sea de un plano de fibras que se extiende entre dicho nervio y el cíngulo.

Conductores de asociación.— Según dictámen general de los neurólogos, entre los que debemos citar á Golgi, Henle, Giacomini y Blumeneau, las estrías supracallosas rodean en su prolongación posterior el rodete del cuerpo calloso, pasan á la *fasciola cinerea* y se pierden, finalmente en la *fascia dentata*, en la cual no se sabe si tienen su origen ó su terminación. Para Zuckerkandl no serían las estrías medias, sino las laterales, las continuadas en la *fascia dentata*.

Sobre este importante punto, nuestras preparaciones son terminantes. Tanto los cortes sagitales medios como los frontales muy posteriores del

encéfalo del ratón, cavia y conejo, revelan con la mayor evidencia la penetración en la *fasciola cinerea* y *fascia dentata* de las estrías internas y externas. En los cortes sagitales obsérvase que la estría media rodea el *splenium*, marcha por la capa superficial de la fasciola, á la que no suele dar fibras, cruza oblícuamente el remate interno del asta de Ammon, y asalta, finalmente, el ángulo ó golfo existente entre ésta y el rudimento de *fascia dentata*, para terminar en las capas moleculares de ambos focos. En la arborización terminal, sumamente tupida, extendida por el citado ángulo, muchas fibras se dividen en rama superior ramificada en la capa molecular del asta de Ammon y rama inferior distribuída por la zona de igual nombre de la *fascia dentata*.

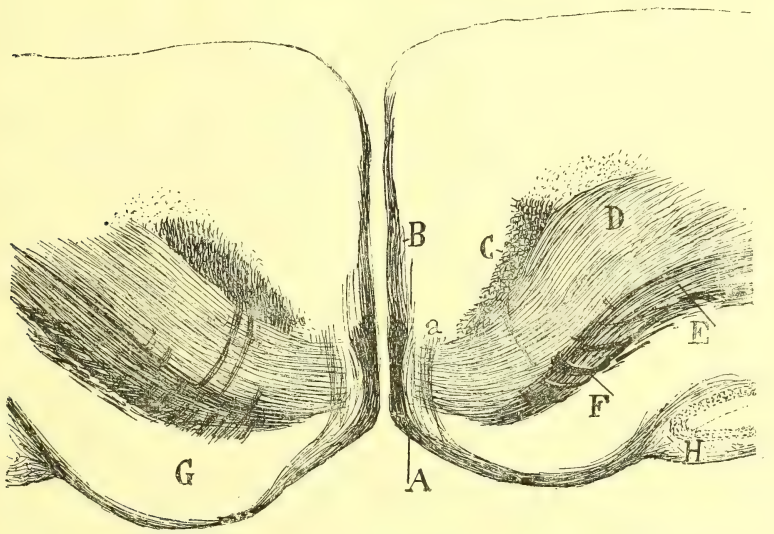


Fig. 842.—Corte frontal del cerebro (ratón de ocho días) que pasaba inmediatamente por detrás del cuerpo calloso.—A, nervios do Lancisio que van al subículo y fascia dentata; B, fibras de la capa plexiforme de la cisura interhemisférioa; C, cíngulo; D, cuerpo calloso; E, psalterio dorsal; F, fibras del *fornix longus*; H, fascia dentata; *a*, estrías laterales supracallosas.

Los cortes frontales que pasan inmediatamente por detrás del cuerpo calloso (fig. 842, A), denuncian también esta disposición, enseñándonos que las citadas fibras emanadas, tanto de la estría interna como de la externa, antes de abordar el cuerpo abollonado, se inclinan hacia afuera, deslizándose por la superficie de ambos subículos.

La fig. 842, B, que reproduce uno de estos cortes, nos revela, además, que no sólo las estrías, sino una gran parte de los tubos perforantes que asaltaron la capa molecular de la corteza interhemisférica, donde marchan sagitalmente, se dirigen á la *fascia dentata*, para arborizarse y terminar definitivamente en su corteza (fig. 841, C).

Estrías laterales.—No poseen en el conejo y ratón una individualidad bien manifiesta, consistiendo en un plano delgado de fibras que enlazan los nervios de Lancisio con la porción interna del cíngulo. Como estos últimos, emanan de la substancia gris más externa del *indusium*, del ángulo formado por éste al penetrar por debajo (fig. 840, D) de la corteza interhemisférica. Esta prolongación gris, que es muy delgada y que posee algunas células cuyas expansiones marchan á la capa molecular del *indusium*, podría llamarse *corteza gris* de la estría lateral. Según hemos hecho notar, las fibras de la estría externa se comportan lo mismo que la de la interna, salvo que suministran un mayor número de contingentes de proyección al *fornix longus*. Entre las células de la estría externa obsérvanse también tupidas arborizaciones libres emanadas en gran parte de colaterales y terminales de la substancia blanca subyacente (fig. 840, D).

Fasciola cinerea. — En los pocos casos en que hemos impregnado sus células, aparecen éstas fusiformes y provistas : de un penacho protoplásmico, vuelto hacia atrás y abajo, y de un axon ascendente que rodeaba el *splenium* del cuerpo calloso y penetraba en la estría interna. En algunos elementos, esta expansión se dividía en rama fina descendente, acaso prolongada hasta la *fascia dentata* y rama gruesa ascendente destinada á los nervios de Lancisio. Por el comportamiento de los axones y forma de las células, se ve, pues, que la *fasciola cinerea* no puede estimarse, contra la opinión de Henle y Giacomini, como un trozo de fascia dentata, sino como una prolongación espesada del *indusium*.

Por donde se echa de ver que entre la corteza interhemisférica y el *indusium* del cuerpo calloso, así como entre el cíngulo y las estrías supracallosas, existe un perfecto paralelismo, toda vez que ambas cortezas engendran cordones sagitales de substancia blanca ; ambas emiten preferentemente tubos de proyección ; las dos, en fin, suministran al asta y fascia dentata largos conductores de asociación. Todo lo cual armoniza bien con la opinión de Giacomini (1) y Blumeneau, autores que consideran las estrías y el *indusium* como una continuación de la corteza interhemisférica, la cual no se interrumpe en ningún punto de la línea media, sino que pasa de un hemisferio á otro

CORTEZA INFERO-INTERNA DEL LÓBULO FRONTAL

No es nuestro ánimo tratar detalladamente aquí de la cuestión de la estructura de las circunvoluciones límbicas y de sus relaciones con las radiaciones olfativas. Nuestro propósito se reduce á consignar que en la corteza fisural ó de la cara interna del lóbulo frontal (corteza infracallosa)

(1) *Giacomini* : Fascia dentata del grande Hippocampo, etc. *Gior. d. R. Accad. di Med. di Torino*, fasc. 11 á 13, 1883.

de los pequeños mamíferos, no hemos logrado sorprender la entrada de ninguna vía olfativa primaria ni secundaria (fig. 843).

Esta corteza posee, según hemos dicho anteriormente, caracteres muy especiales. Ausencia de estratificación, desorientación de las dendritas, existencia de corpúsculos voluminosos de figura variable, mezclados con elementos de menor talla y presencia entre las células, de gran número

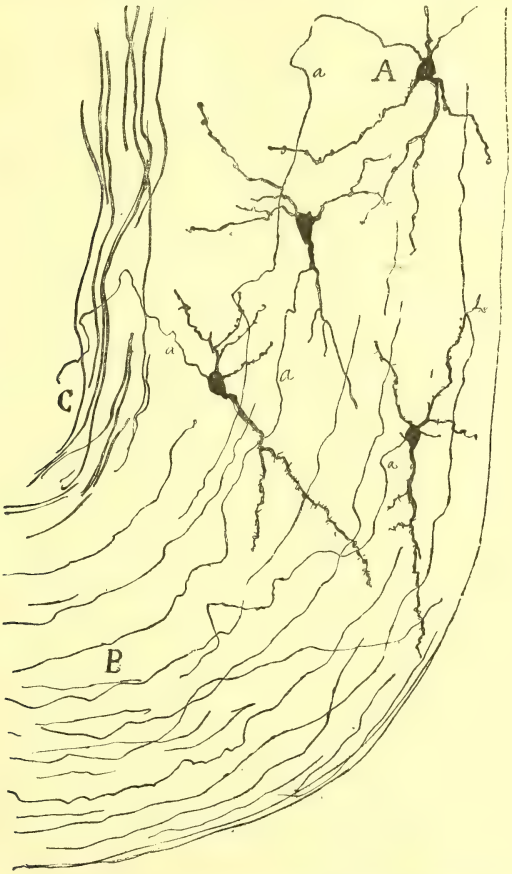


Fig. 843. — Células de la región infero-interna del lóbulo frontal. — A, B, células grandes; C, manojos anteriores descendentes del cíngulo.

de hacecillos y fibras tangenciales, de curso en gran parte descendente; tales son los atributos que permiten reconocer, al primer golpe de vista, este territorio cortical en los preparados de Nissl, Weigert y Golgi.

CORTEZA DE ASOCIACIÓN

En el hombre y en los animales girencéfalos, según ha demostrado Flechsig, existen regiones no enlazadas directamente con fibras sensoriales directas, y las cuales se caracterizan por medularse y entrar en

actividad muy tardíamente, cual corresponde á centros dedicados á las operaciones más nobles del espíritu.

El estudio anatómico de estas esferas está en los comienzos. Nosotros hemos intentado esclarecer su textura, aprovechando cerebros de niños de algunos meses; pero la escasez del material y la inconstancia del método de Golgi, nos han vedado dar cima á esta empresa, que demandará, si ha de llevarse á buen término, mucho tiempo y no escasa paciencia. Con todo eso, y á despecho de las referidas limitaciones, hemos logrado en un cortísimo número de casos (circunvoluciones frontales y parietales), teñir las pirámides pequeñas, medianas y grandes, así como algún elemento de la zona de los granos. Semejantes preparados recuerdan enteramente las impregnaciones de la circunvolución parietal ascendente que nos ha servido de tipo para la descripción general de la corteza.

Los cortes de Nissl revelan también en dichas circunvoluciones de asociación las mismas capas de la corteza típica, á saber : 1.°, *plexiforme;* 2.°, *de las pequeñas pirámides ;* 3.°, *de las medianas;* 4.°, *de las grandes externas ;* 5.° *de los granos ó corpúsculos estrellados;* 6.°, *de las pirámides grandes profundas ;* 7.°, *de las pirámides medianas profundas ;* 8.°, *de las células triangulares y fusiformes.*

Puesto que estos centros representan verosímilmente esferas conmemorativas, unidas íntimamente con los centros sensoriales específicos, es de presumir que su estructura varíe algo en cada una de ellas, en armonía con lo peculiar de su actividad. Es, pues, lógico pensar, que la esfera de ideación visual (focos conmemorativos de las impresiones visuales), no posean la misma estructura que las destinadas á servir de *substractum* á los recuerdos acústicos, táctiles y olfativos. Semejante especifidad anatómica está ya demostrada para los centros conmemorativos olfativos (asta de Ammon, subículo y presubículo), únicos focos de asociación que se conocen bien, y en donde hemos hallado una textura muy diferente de la que posee la estacion odorífera secundaria ó corteza olfativa esfenoidal. Mas de tan interesantes problemas hablará en definitiva la observación, apenas iniciada, como dejamos dicho, en tan difíciles dominios.

CAPÍTULO XLVI

ESTRUCTURA COMPARADA DE LA CORTEZA CEREBRAL

Corteza de los pequeños mamíferos. – Corteza de las aves, reptiles y batracios.

El hombre y los mamíferos girencéfalos coinciden substancialmente en lo tocante á la arquitectura de las capas cerebrales. La degradación ó simplificación anatómica se inicia, sobre todo, en los roedores (rata, cavia, conejo), se acentúa en los mamíferos inferiores, y llega al *summum* en las aves, reptiles y batracios. En estas dos últimas clases de vertebrados puede decirse, según ha demostrado Edinger, que casi toda la corteza representa una serie de centros de percepción y de asociación olfativos.

La simplificación estructural atañe no solamente al número de centros ó regiones diferenciadas y al de capas de cada esfera, sino muy especialmente á la morfología de las neuronas, que tienden, conforme se desciende en la escala animal, á desdiferenciarse, á perder sucesivamente expansiones y á amenguar los puntos de relación con las fibras nerviosas de quienes reciben corrientes. Dos rasgos anatómicos hay, sin embargo, que subsisten siempre, atestiguando con ello su gran valor filogénico y dinámico : la dirección radial de las neuronas, cuyo polo externo emite constantemente un penacho periférico; y la existencia debajo de la *pía* de una zona plexiforme, donde se articulan los penachos de las pirámides con fibras nerviosas aferentes. Aludiendo á esta persistencia de la dirección y forma de la pirámide cerebral en todos los vertebrados, así como á la elevada gerarquía de su actividad, hemos osado nosotros designarla (1) *célula psíquica;* designación con la cual no pretendemos excluir de tan alto cometido fisiológico á las células monopolares ganglionicas de los invertebrados, toda vez que la forma no representa más que una de las condiciones, y acaso la menos importante, de la gerarquía fisiológica. Todo hace presumir que la actividad funcional superior (memoria, representación, asociación, conciencia, etc.), depende, tanto de la textura y composición química del protoplasma, cuanto de la cualidad del estímulo á él arribado. En cuanto á la forma, puede ser considerada como

(1) *S. Ramón Cajal* : Les nouvelles ideés sur la structure du système nerveux, &. París, 1894, p. 52.

el cauce de las acciones nerviosas, y en tal concepto, la pluralidad de expansiones celulares tendría por objeto multiplicar la asociación y establecer la solidaridad y continuidad de las funciones nerviosas.

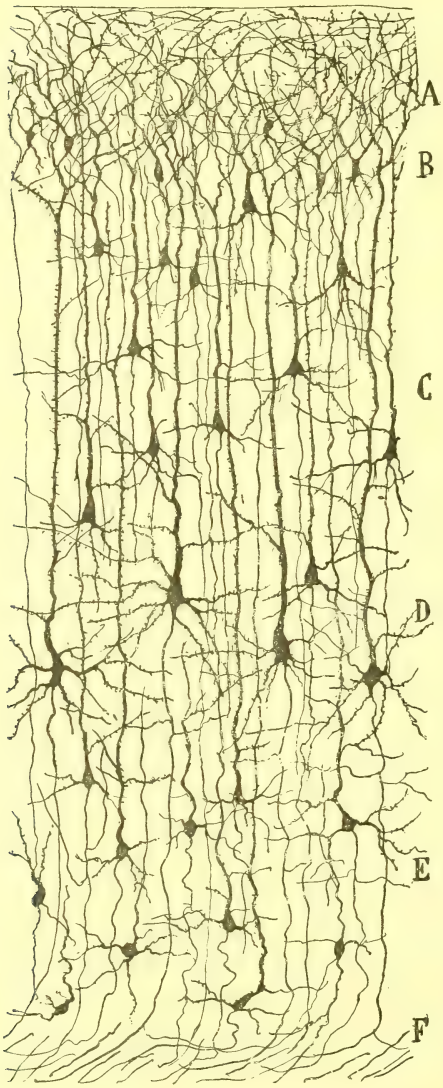


Fig. 844.—Corteza del ratón de veinte días. —A, capa plexiforme; B, de las pequeñas pirámides; C, de las medianas; D, de las grandes; E, de las células ovoideas ó corpúsculos polimorfos; F, substancia blanca.

Corteza de los pequeños mamíferos.—Hemos dicho ya que en los roedores, y singularmente en el ratón, la corteza experimenta una importante simplificación. En efecto, el espesor de la substancia gris decrece notablemente; las células se empequeñecen y el número de capas se reduce á cinco por faltar una zona de granos y constituir las pirámides grandes una formación simple.

Como aparece en la figura 844, las capas de la corteza cerebral del ratón (y lo mismo del conejo) son cinco: 1.ª, *zona plexiforme*; 2.ª, *capa de las pequeñas pirámides*; 3.ª, *capa de medianas pirámides*; 4.ª, *capa de las grandes pirámides*; y 5.ª, *zona de las células ovoideas ó corpúsculos polimorfos.*

Zona plexiforme.—Consta de los factores ya estudiados, encontrándose en ella también elementos de axon corto y células horizontales, aunque en mucha menos cantidad que en los animales girencéfalos. En la figura 845, A, B, C, mostramos algunas células horizontales del cerebro del conejo de pocos días. Adviértase su figura en huso ó triangular, la enorme longitud de las ramas polares, una de las cuales es el axon, y el gran número de ramas ascendentes nacidas en ángulo recto de dichas expansiones. En conjunto, la arborización es mucho más pobre que en el hombre. Como tipo de elemento de axon corto,

copiamos también uno de cilindro-eje horizontal, igualmente tomado del cerebro del conejo (fig. 845, D).

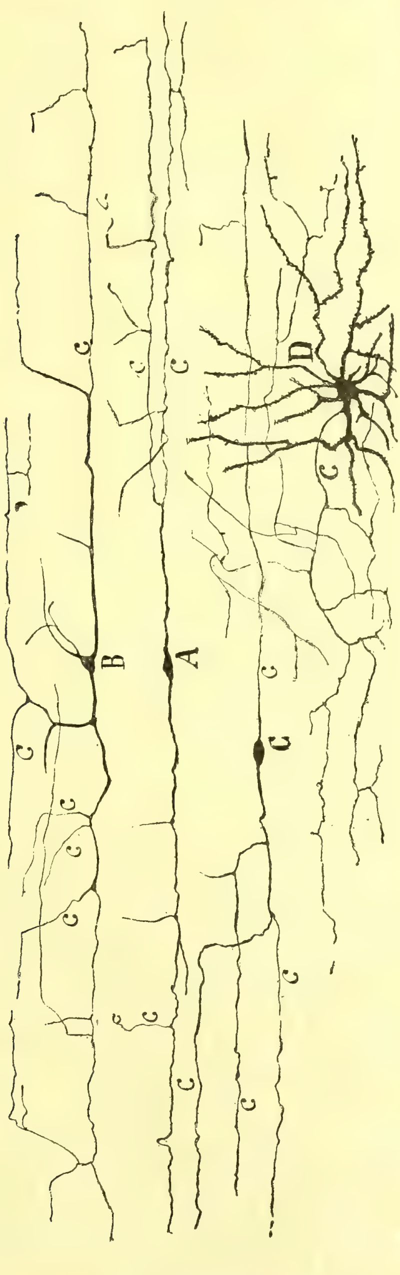


Fig. 845. — Elementos de la capa plexiforme del conejo de pocos días. Método de Golgi (procedimiento doble). — A, B, C, células grandes horizontales ó especiales (*Cajalschezellen*) de Retzius). En las células A y B, todas las expansiones marcadas con *c* eran finas y parecían axones; sin embargo, verosímilmente sólo una de las fibrillas finas polares debe estimarse como expansión funcional; D, célula de axon corto más ó menos horizontal descompuesto en extensa arborización para la capa plexiforme.

Zona de las pequeñas y medianas pirámides. — Con relación al hombre y demás animales girencéfalos, hay que notar el relativo espesor del

cuerpo de las pequeñas pirámides, lo recio de sus dendritas, y sobre todo la escasez de corpúsculos de axon corto. Unicamente en el conejo hemos logrado impregnar algunos; en el ratón no los hemos visto nunca. Tampoco se nos han presentado los elementos neurogliformes y bipenachados (ratón y rata).

Zona de pirámides grandes.—Llaman estas células la atención por su cuerpo prolongado, no tan limpiamente piramidal ó cónico como el de las pirámides de los animales girencéfalos, la robustez y aspecto espinoso de la dendrita radial, que puede seguirse cómodamente hasta la zona primera, y sobre todo por el comportamiento del axon. Este, al llegar á

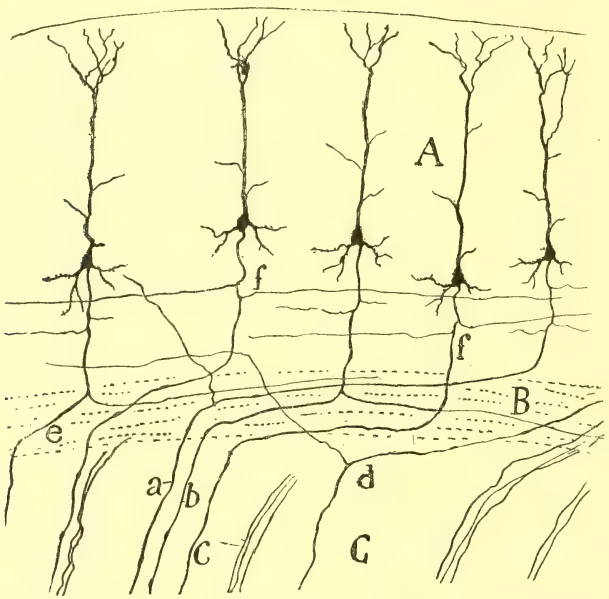


Fig. 846. — Trozo de un corte transversal de la corteza del ratón de quince días. — A, corteza ; B, substancia blanca ; C, cuerpo estriado ; *a*, *b*, *e*, axones de proyección con larga rama asociativa ; *c*, axon desprovisto de esta rama ; *d*, axon de proyección en que la rama asociativa procedía de la frontera del cuerpo estriado ; *f*, colaterales larguísimas de axones de pirámides gigantes.

la substancia blanca y antes de penetrar en el cuerpo estriado, emite á menudo (no siempre) una colateral, á veces una rama de bifurcación de carácter asociativo.

Esta rama asociativa ofrece muchas variantes de origen y dirección, según mostramos en la figura 846, *d*. Unas veces procede de aquel recodo descrito por el axon de proyección al asaltar la substancia blanca (*b*, *e*), y después de marchar horizontalmente cierto trecho, acaba por tornarse ascendente en territorios alejados de la corteza del mismo lado; otras veces procede del segundo recodo, ó sea del descrito por el axon al penetrar en el cuerpo estriado, retrocediendo á la substancia blanca y

perdiéndose en regiones corticales más internas ; otras, en fin, dicha rama nacida del primer recodo, se incorpora, al parecer, al plano de las fibras callosas, corriendo con ellas hacia la línea media.

Todas estas ramas asociativas habían sido ya vistas por nosotros en nuestros primeros trabajos sobre el argumento (1); pero creíamos entonces que la mayoría de las finas fibras de la substancia blanca así formadas, representaban conductores comisurales, y suponíamos, además, la existencia (siguiendo el prejuicio corriente) de un gran número de axones de pirámides destinados á formar exclusivamente fibras de asociación homolateral.

Los nuevos estudios emprendidos en la corteza del conejo, rata y sobre todo del ratón (desde el séptimo al vigésimo día), nos han persuadido de un hecho importante, á saber : *que la inmensa mayoría (acaso todas) de las fibras de asociación homolateral (antero-posteriores, transversales, etcétera), procedentes de los focos sensoriales de la corteza de los roedores, representan, no conductores directos, sino colaterales ó ramas de bifurcación de axones de proyección.* Tal es al menos el comportamiento habitual de las fibras asociativas en las siguientes regiones : corteza motriz, visual, esfera olfativa esfenoidal, corteza interhemisférica, etc. En el estudio precedente sobre el cerebro olfativo, hemos mencionado muchos ejemplos de tan interesante disposición.

Si esta disposición pudiera confirmarse en los mamíferos girencéfalos, su transcendencia para la teoría sería grande, porque nos permitiría forjar un esquema preciso de la marcha seguida por los impulsos, desde el órgano sensorial á las regiones conmemorativas. Así, cada excitación aportada por las fibras aferentes ó sensoriales, derivaría, á la vez que por el conductor motor ó de proyección, por la consabida colateral asociativa, la cual conduciría á la esfera de asociación correspondiente el resíduo sensorial destinado á formar la imagen latente y acaso el recuerdo mismo del acto ejecutado.

Zona de las células ovoideas ó polimorfas.—Consta de corpúsculos de axon largo, ovoideos, triangulares, fusiformes ó piramidales, provistos de: larga dendrita extendida hasta la zona primera, de pocas y varicosas ramas basales (fig. 844, E), y de un axon flexuoso susceptible de ser fácilmente perseguido hasta la substancia blanca. Entre estos elementos figuran algunos comparables á los granos de los animales girencéfalos, toda vez que poseen robustas y arciformes colaterales recurrentes (figura 844), así como no pocos corpúsculos globulosos, desprovistos de tallo radial y en posesión de un axon ascendente que se remonta hasta la zona plexiforme. Células de axon corto, arborizado á corta distancia, hállanse también, pero en pequeño número.

(1) *S. Román Cajal*: Structure de l'écorce cérébrale de quelques mamifères. *La Cellule*, tomo VII, 1891.

Substancia blanca.—Se compone de fibras eferentes proyectivas y asociativas ya descritas, de tubos callosos igualmente referidos en capítulos anteriores, y de gruesos conductores aferentes ó sensoriales. En la figura 344, A, B, que representa un corte transversal de la corteza del ratón, aparecen en diversas regiones estos últimos tubos, los cuales, según se expuso más atrás, engendran plexos densísimos terminales, especialmente concentrados en la zona de las medianas y grandes pirámides. La cortedad de los trayectos nos ha permitido frecuentemente perseguir los tallos

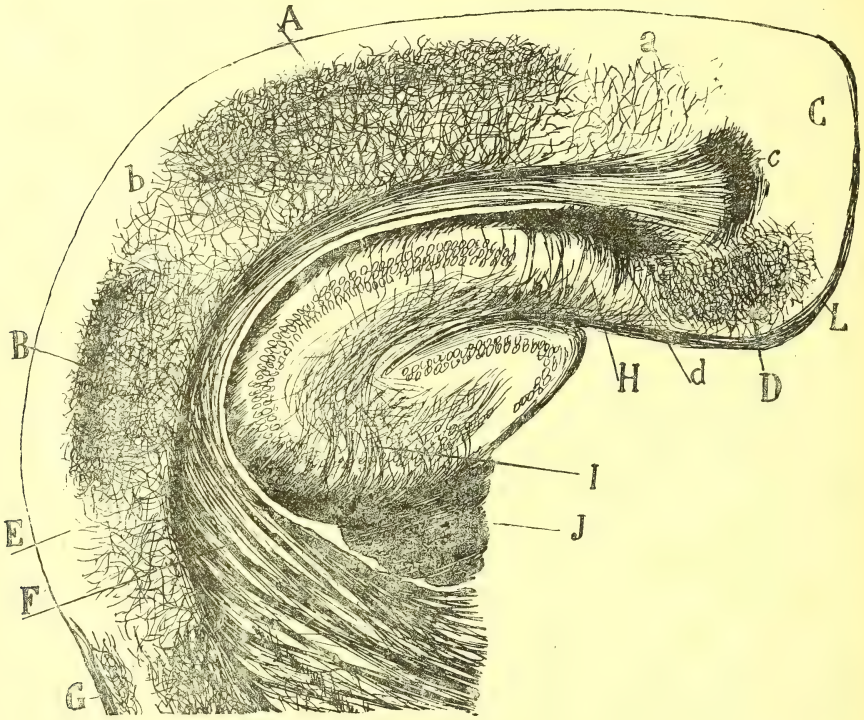


Fig. 847. — Corte frontal algo oblícuo del cerebro del ratón de pocos días. El corte pasa por detrás del cuerpo calloso.—A, plexo nervioso de fibras visuales; B, plexo nervioso acústico; C, porción interna de los hemisferios exenta de plexos sensoriales; D, plexo del presubículo; E, zona sin plexos sensoriales; F, cuerpo estriado; G, región olfativa; J, fimbria; H, subículo.

de que provienen hasta el cuerpo estriado, y observar que, al abordar la substancia blanca, suelen bifurcarse, engendrando, merced á la divergencia de las ramas iniciales, arborizaciones finales de extraordinaria extensión.

Regiones de asociación en la corteza de los pequeños mamíferos.—La tesis de la dualidad funcional de la corteza ha sido sostenida por Flechsig para el hombre y los primates. Pero en los carniceros y solípe-

dos los centros de asociación hallaríanse poco desarrollados aún, y en los roedores y demás vertebrados faltarían por completo.

Nosotros hemos examinado cuidadosamente la corteza del conejo y ratón para cerciorarnos bien de la ausencia de las esferas asociativas, y el resultado ha sido observar que también en estos animales existen áreas corticales desprovistas de vías sensoriales directas, pero conexionadas, al parecer, mediante ramas asociativas, con centros de proyección. En la figura 847 donde se han representado los focos que poseen plexos formados por fibras llegadas del cuerpo estriado, se advierte que entre las áreas sensoriales median territorios poco extensos, desprovistos ó casi desprovistos de semejantes conductores, aunque no faltos jamás de tubos de proyección. Repárese, por ejemplo, la región *a*, situada por dentro y encima del foco visual, el área *b*, emplazada entre la esfera visual y la acústica, y el territorio E interpuesto entre ésta y el foco olfativo. Tales áreas intercalares parecen recibir ramas de bifurcación y colaterales de los axones nacidos en los focos de percepción inmediatos.

¿Sería lícito calificar tales áreas grises intercalares de centros de asociación ó conmemorativos? De todos modos, si la existencia en los roedores de esferas conmemorativas visuales, motrices, auditivas, etc., separadas de los centros perceptivos, parece probable, aunque no probada, no puede recusarse significación asociativa ó conmemorativa (en el sentido de la teoría de Flechsig) á un centro especial, al asta de Ammon, y acaso también á la corteza interhemisférica, regiones que no reciben fibras sensoriales directas, pero sí conductores asociativos arribados de esferas sensoriales ó perceptivas (centros de proyección de Flechsig).

CORTEZA CEREBRAL DE LAS AVES

El cerebro de las aves se caracteriza por la enorme dimensión del cuerpo estriado, la ausencia del asta de Ammon, ó al menos de territorio gris capaz de ser fácilmente homologuizado con este centro de los mamíferos, y la falta de cuerpo calloso. En cuanto á la corteza propiamente dicha, hállase apenas más diferenciada que en los reptiles y batracios, mostrándose adherida dorsal y lateralmente al cuerpo estriado ó ganglio fundamental, excepto en la cara interna de los hemisferios, en donde una prolongación ventricular le separa de dicho foco.

Solamente de esta región cortical limitada, que podría llamarse *corteza interhemisférica ó fisural*, se ha hecho un análisis textural algo detenido, que vamos brevemente á resumir.

Sala y Pons (1), que ha estudiado mediante el método de Golgi el cerebro de las aves, distingue en un corte perpendicular de la menciona-

(1) *Cl. Sala y Pons*: La corteza cerebral de las aves. Madrid, 1893.

da región, las siguientes capas: 1.ª, *zona plexiforme*; 2.ª, *capa de las células estrelladas pequeñas;* 3.ª, *capa de las estrelladas y pirámides grandes*; 4.ª, *capa de las estrelladas profundas;* 5.ª, *zona epitelial.*

1.ª *Zona molecular ó plexiforme.*—Representa la de igual nombre del cerebro de los mamíferos, y en ella se arborizan las dendritas finales de los corpúsculos de axon largo de las capas subyacentes y no pocas fibras nerviosas terminales.

Las dendritas ascendentes distribuídas en la zona molecular, no provienen de tallos protoplásmicos radiales, sino directamente del cuerpo de las células estrelladas.

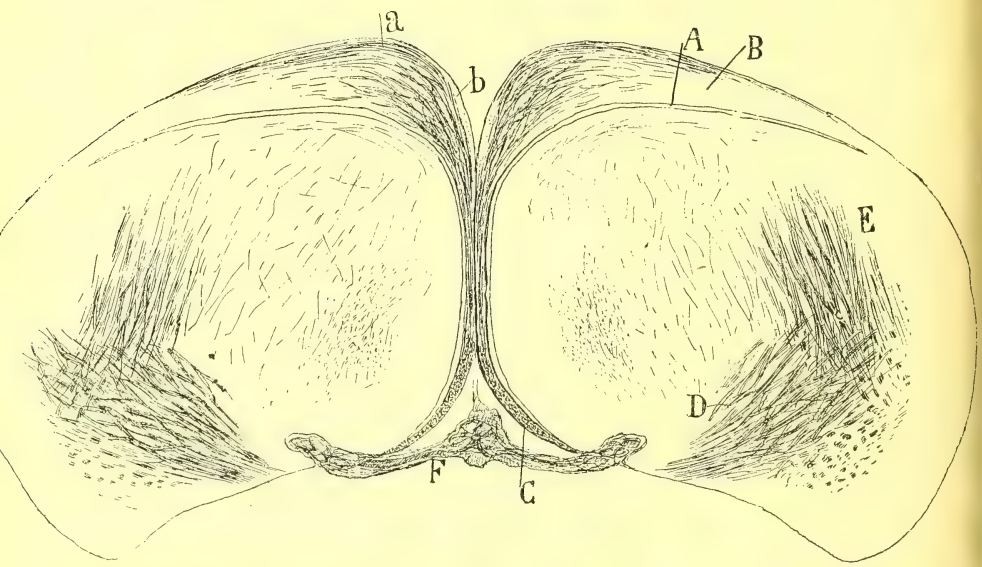


Fig. 848.—Corte frontal de la porción media del cerebro del pollo adulto. Coloración de la mielina por el método de Weigert-Pal.—A, ventrículo; B, corteza cerebral supra-ventricular; C, manojo de substancia blanca (fascículo septo-mesencefálico); D, haces descendentes (manojo inferior del cerebro); E, haces descendentes superiores; *a*, fibras de mielina; *b*, capa molecular. (Tomado de Cl. Sala).

En cuanto á las fibras nerviosas, en su mayoría tangenciales, representan, bien ramas terminales de corpúsculos de axon ascendente, bien colaterales nacidas del curso de tubos ascendentes continuados, según veremos luego, con la vía de proyección, ya, en fin, ramillas nerviosas superficiales de células de axon corto. Pero la zona primera exhibe además una gran cantidad de tubos paralelos medulados ó fibras de paso, que naciendo de corpúsculos piramidales invaden todas las zonas de la corteza, inclusa la plexiforme.

La citada capa encierra también corpúsculos fusiformes, especiales, gruesos, homólogos de las células horizontales de la corteza de los mamíferos y algún corpúsculo de axon corto.

2.ª *Capa de las células estrelladas pequeñas.*—Trátase de elementos asteriformes, rara vez fusiformes, provistos de numerosas dendritas divididas dicotómicamente é irradiadas en todas direcciones; las ascendentes en número de dos, tres ó más, ganan la zona plexiforme; las descendentes pueden llegar hasta más abajo de la capa tercera (fig. 849, *d*). En cuanto al axon, después de un curso descendente variable, se continúa con una fibra de proyección, ingresando en los haces descendentes de substancia blanca, que constituyen el *fascículo sagital* ó fascículo *septo-mesencephalicus* de Edinger. Antes de ingresar en uno de dichos haces, suministra tres, cuatro ó más colaterales, ya ascendentes, ya descendentes, que, por sus ramificaciones, contribuyen á constituir un plexo nervioso

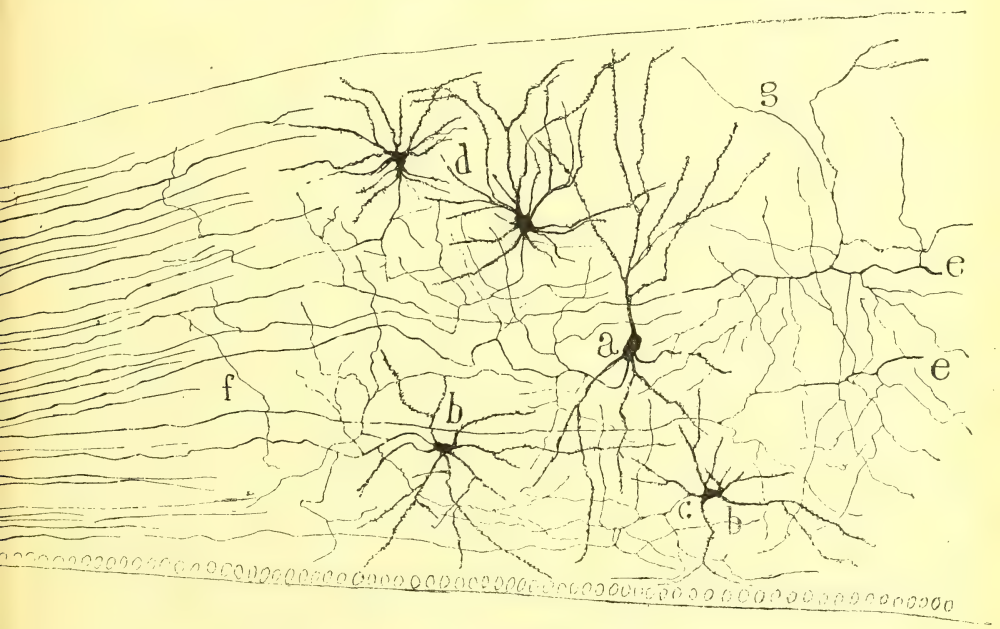


Fig. 849.—Corte frontal de un trozo de corteza cerebral del pollo recién nacido. La porción inferior es la de la izquierda.—*a*, pirámide; *b*, células estrelladas profundas; *d*, células estrelladas superficiales; *e*, axones de pirámides destinadas al cordón septo-mesencefálico; A, origen de este cordón.

apretado en la mitad superficial de la corteza. En algunas células, el cilindro-eje parece resolverse, á poco trecho, en una arborización libre de gran extensión, comportándose como las llamadas sensitivas de Golgi.

Zona 3.ª *ó de células piramidales y estrelladas grandes.*—Esta zona contiene los corpúsculos más voluminosos de la corteza, y los de más largas expansiones. Tocante á la forma, como puede verse en la fig. 849, *a*, es muy variable: hay células completamente piramidales, recordando las del cerebro de los mamíferos, pues como éstas tienen un tallo grueso ascendente y un cuerpo triangular provisto de largas expansiones descendentes,

pero es más común la forma estrellada, más ó menos alargada verticalmente. En todo caso, estas células se distinguen por sus largas expansiones, de las cuales las descendentes pueden aproximarse hasta el mismo epitelio, después de dividirse dicotómicamente varias veces.

El axon se comporta esencialmente como en los elementos de la capa segunda ; dirígense hacia lo profundo, emite durante este trayecto dos, tres ó más colaterales, y tras alguna revuelta, se torna descendente para ingresar en los hacecillos de la corriente sagital ya mencionada. A veces, una colateral nacida en el punto de inflexión del axon, marcha hacia afuera, es decir, en dirección de las regiones más laterales de la corteza ; acaso represente una fibra de asociación.

Capa cuarta ó de las células estrelladas profundas (fig. 849, *b*). — Consta de elementos asteriformes, pequeños ó medianos, que por el comportamiento del axon cabe clasificar en tres especies : *a*) corpúsculos de axon de proyección ingresado en el haz *septo-mesencephalicus* ; *b*) células de axon corto descompuesto en amplia arborización nerviosa ; y *c*) elementos pequeños de cilindro-eje resuelto en arborización fina y densa.

Zona epitelial. — A la manera de los mamíferos, en las aves jóvenes consta el epitelio de células alargadas radiales que van desde el ventrículo á la superficie cerebral. Mas esta disposición es todavía embrionaria, siendo de pensar que en el adulto se atrofie, como en los mamíferos, el cabo epitelial periférico. Además de estas células vénse todavía esparcidas por la substancia gris, elementos neuróglicos estrellados, que recuerdan por completo las de la capa plexiforme de los mamíferos, y así como ciertos elementos alargados en vías de emigración que representan las fases de transición entre los corpúsculos ependimales y los neuróglicos adultos.

Vías nacidas de la corteza. — Los axones procedentes de las regiones externas é inferolaterales de la corteza, ganan, según ha observado Edinger (1), el cuerpo estriado, donde se ignora su comportamiento. En cuanto á las procedentes de la corteza interhemisférica que dejamos descrita, confluyen en un cordón sagital, dirigido de delante á atrás y de arriba á abajo, el cual aborda el cerebro intermedio, en donde, según ha demostrado Edinger, tuerce hacia afuera para terminar en un ganglio talámico especial, y probablemente también en la corteza del lóbulo óptico (figura 848, C).

Ignórase la significación de este *tractus* sagital, hace tiempo observado por Bumm, y confirmado por todos los autores. Edinger, Wallenberg y Holmes (2), que han consagrado un estudio atento y penetrante al cere-

(1) *L. Edinger :* Sur l'Anatomie comparée du corps strié (cerveau des oiseaux). Véase, sobre todo:

(2) *Edinger, Wallenberg et Holmes* : Das Vorderhirn der Vogel. *Abhandl. der Senckerbergischen Naturforsch. Gessellchaft.* Bd. XX. 1903.

bro de las aves, no saben decirnos á qué vía de los mamíferos podría corresponder el *tracto septo-mesencefálico*, ni osan compararlo con el fornix, con el que á primera vista presenta alguna analogía. A esta prudente reserva obligan, de una parte, la ausencia del asta de Ammon en las aves, y de otra, la carencia de conexiones de dicho septo con el aparato mamilar. Más verosímil nos parece (aunque no es segura tampoco esta homología), que el susodicho *tractus* represente la porción proyectiva del cíngulo de los mamíferos, ó sea el *fornix longus* de Forel, vía que, según dejamos consignado, no es otra cosa que el conjunto de los axones de proyección de la porción más inferior de la corteza interhemisférica.

Cuerpo calloso no existe en las aves. Hay, sin embargo, dos haces comisurales pertenecientes probablemente al sistema de la comisura anterior. Una de ellos, la *commissura pallii*, descubierta por Meckel, observada por Bumm, Osborn, Munzer y Wiener, y bien descrita por Edinger, procede de la corteza de la porción más posterior del cerebro, y parece destinada á juntar las porciones occipitales de éste; la otra, más robusta, emana del cuerpo estriado, de un foco especial voluminoso (*epistriatum ó g. redondo*), visible en todos los vertebrados inferiores, y considerado por Herrick como un rudimento del asta de Ammon.

Según Edinger, el *epistriatum*, con otros tres focos grises muy extensos, llamados *hyperstriatum* ó superior, *mesostriatum* y *ectostriatum*, constituirían el complicado sistema del *ganglio fundamental* ó basal de las aves, animales en donde alcanza esta formación un desarrollo verdaderamente colosal con relación á los demás territorios cerebrales. Empero, podría suceder muy bien que no todos los consabidos ganglios pertenezcan al sistema del cuerpo estriado; el *foco redondo ó epistriatum*, de donde procede un buen contingente de fibras para la comisura anterior, acaso sea homólogo del asta de Ammon, ó quizás de la región olfativa de asociación (corteza olfativa superior de los mamíferos). Si tal homología se confirmara, la citada comisura podría compararse, según lo ha hecho Herrick, al *psalterio ventral* de los mamíferos, ó comisura interamónica. De todos modos, no hay que olvidar que, en los mamíferos, el cuerpo estriado carece de sistema comisural.

Las demás regiones de la corteza, todavía sin estudiar desde el punto de vista histológico, envían sus haces al cuerpo estriado, en donde se entremezclan y confunden con los *tractos* estrio-talámicos y otras vías estrio-sagitales descubiertas por Edinger en todos los vertebrados.

CORTEZA CEREBRAL DE LOS REPTILES

Según Edinger, la corteza cerebral de los reptiles recuerda ya bastante bien la de los mamíferes, aunque, conforme es de presumir, posee una arquitectura notablemente simplificada. Este parecido, que se extiende, como las investigaciones de mi hermano han puesto fuera de duda, hasta los finos detalles de textura, presta al estudio del cerebro de los reptiles una importancia capital para el esclarecimiento del plan fundamental del órgano del alma en los vertebrados superiores.

No está desgraciadamente ultimado este análisis, mas poseemos actualmente algunas valiosas contribuciones sobre el argumento, entre las que,

por principales y minuciosas, debemos citar las de Edinger (1) y mi hermano (2). Las nuestras (3), las de Neumayer (4), Meyer (5), Botazi, y sobre todo, las de los anatómicos antiguos, tales como Stieda (6), Rabl-Ruckbardt (7), han contribuído también no poco á la impulsión del tema.

La corteza cerebral de los reptiles comprende varias regiones : la *supero-interna* (*cortex medio-dorsalis*); la *latero-dorsal;* la *inferior ó basal*, y la *interna ó septal.* No es nuestro ánimo describir menudamente tales territorios, sino señalar en resumen los componentes principales de uno de ellos : el *supero-interno*, que ha sido el mejor analizado hasta hoy.

Un corte frontal de esta región cerebral muestra los siguientes estratos : 1.°, *plexiforme superficial;* 2.°, de *las células piramidales;* 3.°, *plexiforme profunda;* 4.°, *substancia blanca*, y 5.°, *epéndimo ventricular* (figura 850).

I. **Plexiforme superficial.**— Forma una ancha faja periférica perfectamente deslindada de la subyacente ó de células piramidales. Su estructura, según hicimos ver nosotros, coincide perfectamente con la zona correspondiente de los mamíferos, puesto que resulta también del entretejimiento de los siguientes factores : *a*) penachos de las células piramidales; *b*) expansiones protoplásmicas de células horizontales autóctonas; *c*) arborizaciones nerviosas procedentes de axones de Martinotti ; *d)* y colaterales recurrentes. Añadamos aún la porción terminal arborescente de las células ependimales.

Las células de esta zona, bien estudiadas por mi hermano, corresponden á tres tipos diversos : *a*) corpúsculo de axon largo de figura estrellada ó triangular, yacentes en el tercio inferior de la capa primera y que puede considerarse como pirámide dislocada; *b*) células fusiformes horizontales (*a*) provistas de largas dendritas lisas y de un axon tangencial arborizado exclusivamente dentro de esta zona; *c*) elementos estrellados

(1) *Edinger* : Untersuchungen über die vergleichende Anatomie de Gehirn.— 1 Das Vorderhirn. *Abhandl. d. Senckenbergischen naturforsch. Gessell. Frankfürt. a M.* 1888.

— Neue Studien uber des Vorderhirn der Reptilien. Frankfürt. 1896.

(2) *P. Ramón :* El encéfalo de los reptiles. Barcelona, 1891.

— Estructura del encéfalo del camaleón. *Rev. trim. microgr.* Tomo I, 1896.

(3) *S. Ramón Cajal* : Pequeñas contribuciones al conocimiento del sistema nervioso, &. 1891.

(4) *Neumayer*: Die Groshirnrinde der niederen Vertebraten. *Sitzungber. d. Gessell. sch. f. Morphol. u. Physiol. zu Münschen.* 1895.

(5) *A. Meyer* : Zur Homologie der Fornixcomissur und des Septum lucidum bei den Reptilien und Säugern. *Anat. Anzeiger.* Bd. X.

(6) *Stieda*: Ueber den Bau des centralen Nervensystems der Schildkrote. *Zeitschr. f. wiesensch. Zool.* Bd. XXV.

(7) *Rabl-Ruckhardt* : Das Centralsystems des Alligators. *Zeitschrift. f. wissenschaf. Zool.* Bd. XXX.

enanos (descubiertos por mi hermano), portadores de cortísimas y finas dendritas y un axon delicado rara vez bien teñido, y en un todo comparables con los corpúsculos enanos descritos por nosotros en la corteza cerebral humana *(l)*.

En cuanto á las fibras nerviosas, reconocen tres orígenes: unas representan simplemente (fig. 851, *c*), colaterales recurrentes de pirámides; otras vienen á ser arborizaciones terminales de axones de Martinotti (fig. 850, *d*), y en fin, las más representan el ramaje terminal de fibras callosas ó asociativas llegadas de la substancia blanca (fig. 851, *e*).

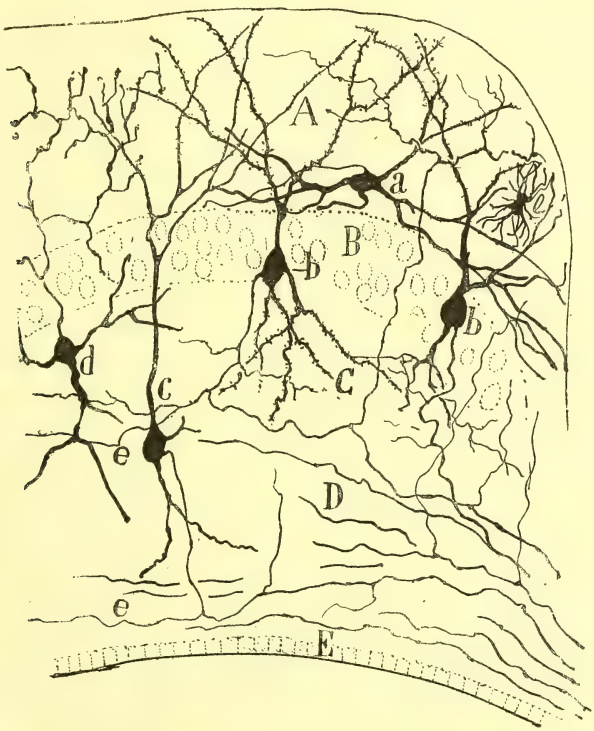


Fig. 850. — Segmento de un corte frontal de la corteza del camaleón. — A, zona plexiforme superficial ; B, zona de las pirámides ; C, capa plexiforme profunda; D, substancia blanca ; E, epéndimo ventricular.

Zona de las pirámides.—Constituye un macizo de corpúsculos dispuestos en tres ó cuatro hileras (fig. 850, B), que recuerdan por su figura y apretamiento, los elementos del asta de Ammon de los pequeños mamíferos. Entre ellos descúbrense formas en huso, triangulares, globulosas y, sobre todo, piramidales, que abundan en el límite inferior de este estrato. Salvo los más externos, guarnecidos comunmente de dos ó más dendritas radiales, los demás ofrecen: un tallo espeso descompuesto en la zona primera en un penacho de dendritas espinosas; una, dos, rara vez más den-

dritas basales arborizadas en la zona plexiforme interna ; y un axon que desciende á través de las zonas subyacentes y se pierde en la substancia blanca. A semejanza del axon de igual clase de los mamíferos, emite este cilindro-eje, según ha observado P. Ramón, colaterales que pueden distinguirse en tres especies: *recurrentes* destinadas á la zona plexiforme externa ; *horizontales* en número de dos ó tres resueltas en arborizaciones al nivel de la capa plexiforme interna, y *asociativas* ó larguísimas brotadas en plena substancia blanca, por donde marchan en dirección opuesta al axon ó rama principal, porque es de advertir que frecuentemente estas colaterales asociativas representan ramas de bifurcación del tallo nervioso.

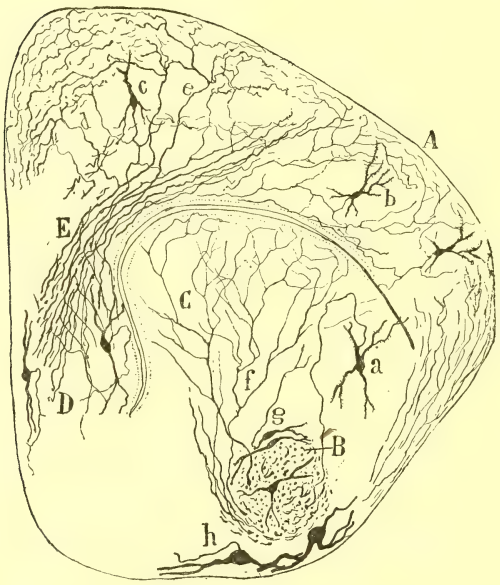


Fig. 851.—Corte frontal del cerebro del camaleón. A, porción externa de la corteza ; B, fascículo basal ; C, ganglio fundamental ó cuerpo estriado; E, substancia blanca de la región interna de la corteza ; D, región del *septum ; a*, célula del ganglio basal.

Zona plexiforme profunda (fig. 850, C).—Podría también ser designada *zona de los corpúsculos gigantes*, pues en ella se encierran las pirámides más voluminosas de la corteza, al par que un plexo nervioso tupidísimo.

Este plexo, muy denso en la región más interna de este lugar cortical, más laxo hacia los lados, resulta del entretejimiento de cuatro especies de fibras : arborizaciones nerviosas colaterales procedentes del axon de las pirámides ; colaterales y terminales continuadas con fibras asociativas de la substancia blanca ; ramas terminales y colaterales pertenecientes á conductores comisurales ó callosos, y en fin, arborizaciones extensas provenientes de tubos gruesos llegados de la región del tabique, y acaso prolongados con fibras sensitivas ó sensoriales.

Muchas de estas fibras no se limitan á arborizarse en la zona tercera, complicando el denso plexo aquí existente, sino que suministran también filamentos radiados que, después de cruzarse por entre las pirámides, se terminan en definitiva en la zona plexiforme superficial.

En cuanto á las células, pertenecen á dos categorías : *a*) corpúsculos piramidales gruesos provistos de tallo radial para la zona primera de al-

guna dendrita basal y de un axon robusto continuado con un tubo de la substancia blanca; *b*) elementos más pequeños, globulosos ó fusiformes, portadores de dendritas descendentes y horizontales, y de un axon ascendente terminado en la capa plexiforme externa. Semejantes elementos, descubiertos por mi hermano en la *lacerta agilis*, representan verosímilmente á las de Martinotti de la corteza humana (fig. 850, *d*).

Substancia blanca.—Constituye un plano de fibras horizontales supraventriculares, tanto más denso cuanto más interno, el cual se prolonga hacia adentro y abajo con diversos fascículos ó vías nerviosas. De ella parten colaterales y terminales, distribuídas, según reconocimos nosotros y ha confirmado mi hermano, en las dos zonas plexiformes (fig. 851, E).

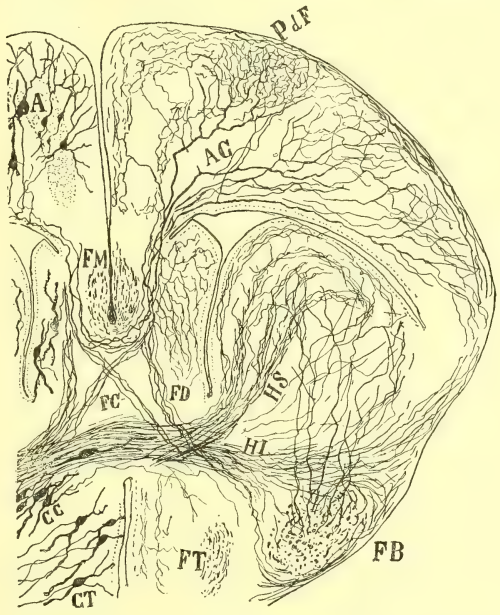


Fig. 852. —Corte frontal del cerebro de la *Lacerta agilis*. — A, corteza supero-interna ; AC, fibras callosas ramificadas en el hemisferio opuesto; FM, fascículo sagital ó mesocefálico de Edinger; FC, haces cruzados del sistema comisural ; FD, haces descendentes homolaterales destinados al cordón basal ; HS, haz de la comisura destinado al núcleo esférico ; FB, cordón basal.

P. Ramón, que ha efectuado un minucioso estudio de las vías á que dicha substancia blanca da lugar, diferencia los siguientes conductores :

1.° *Vía asociativa homolateral.*—Fórmanla ramas externas de bifurcación de axones de pirámides, las cuales marchan hacia afuera para terminarse probablemente en la región cortical externa *(corteza laterodorsal)*.

2.° *Vía asociativa longitudinal* (*haz sagital* de P. Ramón).—Este haz, descrito por J. Edinger, que está situado cerca de la línea media, en lo profundo de la cisura interhemisférica, recoge una gran parte de los axones de la corteza fisural (fig. 852, FM) y marchando hacia atrás sagitalmente, se termina en la región occipital del cerebro. Por su origen, posición y terminación podría compararse al *cíngulo* de los mamíferos, del cual parte también, según llevamos dicho, un sistema de fibras destinado á enlazar los polos de los hemisferios.

3.° *Vía asociativa contralateral ó cuerpo calloso.* — Consta de fibras gruesas emanadas, tanto de la región cortical fisural cuanto de los terri-

torios cerebrales externos, y se dispone en arco, que abraza inferiormente la vía sagital (fig. 852); llegadas sus fibras al opuesto lado, acaban mediante ramificaciones de tal longitud, que abarcan, en sentir de P. Ramón, casi toda la corteza dorsal.

4.° *Vía de proyección directa y cruzada.* — Como se ve en la figura 852, FC y FD, una parte de los tubos de la substancia blanca venida de la corteza dorsal interna dirígense hacia abajo por el espesor del tabique y ganan el fascículo basal ó vía motriz principal, en donde descienden con éste á los focos inferiores. Obsérvese que se compone dicha vía de fibras directas (FD y fibras cruzadas FC). Semejantes corrientes, primeramente diferenciadas por mi hermano y confirmadas por Edinger, representan quizás el *fornix longus de Forel* de los vertebrados inferiores, ó sea la porción proyectiva del *cíngulo.*

Comisura anterior.—Contiene también el cerebro de los reptiles una legítima y muy robusta comisura anterior compuesta de dos planos de fibras: el *superior*, que representa un puente de unión de los dos núcleos redondos (HS); y el *inferior*, que contiene conductores destinados á juntar ambas cortezas olfativas ó esfenoidales (HI).

Añadamos todavía la *commissura pallis posterior*, que enlaza los extremos occipitales de la corteza y que bien pudiera corresponder al *psalterio dorsal*, sobre todo si se llegara á probar que dicha región cortical representa el foco olfativo superior del cerebro de los mamíferos.

Otras regiones de la corteza. — Textura semejante, aunque sin la regularidad de las capas, se encuentra, según mi hermano, en la corteza latero-dorsal (fig. 851, A). Sus células piramidales de forma irregular envían igualmente el axon á la substancia blanca y en dirección del haz sagital y cuerpo calloso.

Homología de la región cortical supero-interna.— Opinión general sugerida por Spitzka (1) y Edinger (2) y defendida muy ingeniosamente por Meyer (3) y Smith (4), es que esta porción cortical representa el asta de Ammon rudimentaria de los reptiles. Según Smith, dicha región constaría de dos áreas separadas: una supero-externa, que constituye el asta de Ammon, y otra interna ó fisural en continuación con la precedente y compuesta de pirámides más pequeñas y apretadas, que representan los *granos* de la *fascia dentata.* Para formular esta última homología, fúndase en que en un mamífero, *el ornitorinco*, la *fascia dentata* se halla en ciertos parajes de la corteza fisural ó interna, en continuación de la formación amónica, y en que, en estos vertebrados, donde falta un cuerpo

(1) *Spitzka: Journal of nervous and mental Diseases.* 1880.

(2) *Edinger*: Riechapparat und Ammonshorns. *Anat. Anzeiger.* Bd. VIII. n.° 10, 1893.

(3) *A. Meyer*: *Zeitschrif. f. wiss. Zool.* Bd. 55, Véase también: Zur Homologie der Fornixcommissur und der Septum lucidum bei der Reptilien und Säugern. *Anat. Anz.* Bd. X. n.° 15.

(4) *E. Smith*: *The Fascia Dentata Anat. Anzeiger.* Bd. XII. r.° 4 u 5. 1896.

calloso, la comisura interamónica ó psalterio corresponde en posición á la ya citada de los reptiles. Meyer, sin puntualizar con tanta precisión la región homóloga de la *fascia dentata*, sostiene también la idea de que en los reptiles falta el cuerpo calloso, poseyendo la comisura interhemisférica carácter de psalterio. En cuanto al haz sagital procedente de dicha región cortical, representaría simplemente el *fornix* (*columnas anteriores del fornix* de los mamíferos), vía que en los reptiles, como en los vertebrados superiores, establece conexiones especiales con el septo lucido. En sentir de Meyer, el fornix constituye la primera vía de proyección cerebral que se desarrolla en los vertebrados, así como el asta de Ammon es la primera corteza diferenciada. En los reptiles faltaría aún la cápsula interna, ó sea una vía proyectiva nacida de las porciones cerebrales externas.

Sin desconocer la fuerza de las razones alegadas por los autores en pro de las citadas homologías, es preciso confesar que el problema no está definitivamente resuelto, y que el campo hállase abierto todavía á otras conjeturas. Razones tan persuasivas como las citadas de Edinger, Meyer y Smith, militan también, á nuestro juicio, en favor de la identificación de dicho lugar cortical con la *corteza fisural ó interhemisférica* de los mamíferos, corteza cuya estructura, en el ratón y conejo de Indias, se parece mucho, por cierto, á la mencionada de los reptiles (véase la figura 832).

En efecto, esta corteza ocupa en los mamíferos el mismo lugar que en los reptiles y aves; posee también dos capas plexiformes; yace asimismo encima del cuerpo calloso, y da, finalmente, origen, á dos sistemas de fibras : uno sagital y asociativo, el *cíngulo*, y otro descendente ó proyectivo, el *fornix longus* de Forel. Repárese que el argumento de Meyer (que el fornix se conexiona siempre con el septo), se vuelve también en favor de nuestra conjetura, pues de igual manera el *fornix longus de Forel*, vía de proyección de la comisura interhemisférica, contrae relaciones constantes con el septo. En fin, recuérdese que en los reptiles y aves, á pesar de las suposiciones de Meyer, Smith, Brill, etc., nadie ha probado la existencia de una verdadera *fascia dentata*. Mi hermano, que es quien con mayor atención ha analizado la textura de la región cortical fisural, no ha podido hallar ninguna diferencia esencial en orden á morfología celular y comportamiento del axon entre las pirámides de la porción superior y las de la inferior de la corteza supero-interna. Jamás se consigue ver, por ejemplo, que el axon de las células inferiores se continúe con fibras musgosas, terminadas por arborizaciones libres, sobre las pirámides de la porción cortical superior; propiedad ésta, por cierto, esencial y característica, como se sabe, de los granos de la *fascia dentata*, y sobre la cual no me parece que hayan fijado la atención Edinger, Meyer, Brill y Smith.

CORTEZA CEREBRAL DE LOS BATRACIOS

La estructura de la corteza cerebral de los batracios es bastante conocida, gracias á las investigaciones de Oyarzum (1), confirmadas y am-

(1) *Oyarzum* : Ueber den feineren Bau des Vordenhirns des Amphibien. *Arch. f. micro. Anat.* Bd. 35, 1890.

pliadas en algunos puntos por nosotros (1), Calleja (2), Berder (3) y, sobre todo, por mi hermano (4) que es el que con más detenimiento ha examinado el tema. En lo relativo á la homología general del cerebro de los anfibios, así como al origen y curso de las vías largas á que da lugar, debemos también contribuciones importantes á Stieda (5), á Osborn (6), Edinger (7) y Koppen (8).

Como ha hecho notar Edinger, con los anfibios se inicia la construcción de la corteza cerebral gris de los vertebrados, revelándose bajo la forma más sencilla y elemental. Pero esta sencillez se refiere más bien al número de células y sus expansiones, no á la índole ó naturaleza de los factores que constituyen el *substractum* de las funciones nerviosas más elevadas.

Consta la corteza cerebral de los anfibios (rana, salamandra, tritón, etcétera) de tres zonas fundamentales que son, de dentro á afuera : 1.ª, *epitelial*; 2.ª, *de los granos* ó pirámides nerviosas; 3.ª, *molecular* ó plexiforme. Esta última es la más espesa y contiene tal cual célula nerviosa como ya reconoció Stieda.

1.ª **Zona epitelial.**—Esta capa, bien descrita por Oyarzum, consta de una hilera de células recias, triangulares ó en forma de maza, que limitan la superficie ventricular. Cada célula emite por su base una, ó quizá varias expansiones pestañosas, que en nuestros preparados se presentan siempre dobladas (fig. 853, B); y por su vértice un grueso y áspero tallo dirigido á la periferia y complicadamente arborizado; sus últimas ramitas, felposas y varicosas, alcanzan la superficie libre, donde se dilatan en un cono ó cilindro limitante (fig. 853, B).

Constituyen estas células epiteliales la única trama de sostén de la corteza, y forman una gran parte de la capa plexiforme; circunstancia que ha demostrado primeramente Oyarzum y comprobado mi hermano.

(1) *S. R. Cajal*: Pequeñas contribuciones al conocimiento del sistema nervioso, etcétera. II. Estructura fundamental de la corteza cerebral de los batracios, reptiles, y aves. Agosto, 1891, Barcelona.

(2) *C. Calleja*: La región olfatoria del cerebro. Madrid, 1893.

(3) *Berder*: La cellule nerveuse et quelques recherches sur les cellules des hemispheres de la grenouille. *These*. Lausana, 1893.

(4) *P. Ramón*: Investigaciones micrográficas en el encéfalo de batracios y reptiles, etc. Zaragoza, 1894.

— L'encephale des amphibiens. *Bibliographie anatomique*, núm. 6, 1896.

— Ganglio basal de los batracios y fascículo basal. *Rev. trim. microg.*, t. V, 1900.

(5) *Stieda*: Studien uber das Central-Nervensystem des Wirbelthiere. Leipzig, 1870.

(6) *Osborn*: A contribution to the internal structure of the amphibian brain, 1888.

(7) *Edinger*: Untersuchungen uber die vergleichende Anat. der Gehirns, I. Das Vorderhirn, 1888.

(8) *Koppen*: Zur Anat. der Froschgehirns. *Arch. für Anat. u. Entwickelunggechichte*, 1896.

2.ª **Zona de los granos ó pirámides cerebrales.**—Equivale á la de las pirámides de los reptiles y mamíferos. Contiene células triangulares ó alargadas, de base inferior y vértice estirado en dos, tres ó más tallos, notablemente ramificados y espinosos, cuyas ramificaciones, según ha descrito bien Oyarzum, suben hasta la capa plexiforme, donde rematan libremente (fig. 853, C, D).

El tamaño de las células decrece de abajo á arriba, como sucede en las zonas de las pirámides en los mamíferos. Las más gruesas tocan los cuer-

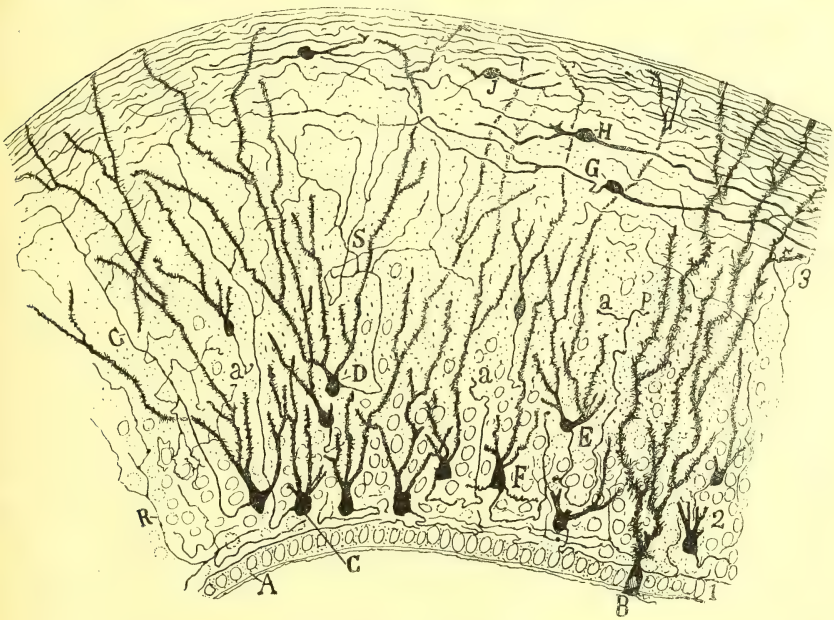


Fig. 853. — Corte transversal de la corteza cerebral de la rana (*región lateral superior*). 1, Epitelio ventricular; 2, capa de los granos ó pirámides; 3, capa molecular. —B, célula epitelial; C, C, células cuyos cilindros-ejes ascienden á la zona plexiforme donde se ramifican; D, célula cuyo cilindro-eje se arboriza en S, perdiendo la individualidad; E, célula cuyo cilindro eje descendía primero para remontarse después y bifurcarse en la parte alta de la capa de los granos; F, célula cuyo cilindro-eje ascendía para hacerse antero-posterior; G, célula horizontal de la capa molecular donde no se veía cilindro eje; H y J, otras horizontales con un cilindro-eje.

La letra *a*, quiere decir dirección hacia adelante y la *p*, dirección hacia atrás.

pos de los elementos epiteliales. El número de corpúsculos disminye también desde lo profundo á lo superficial, hasta llegar por suaves gradaciones á una zona donde sólo se ven esparcidos sin orden y con rareza (capa plexiforme).

El cilindro-eje ha sido visto por Oyarzum, quien afirma se dirige hacia atrás, constituyendo haces antero-posteriores de fibras nerviosas. El hecho es positivo, pero creemos que sólo para algunas células, situadas de ordinario en la parte alta de la capa de las pirámides. En realidad, la

inmensa mayoría de las pirámides envían el axon á la zona primera, donde marcha tangencialmente durante largas distancias. Como se ve en la figura 853, C, esta expansión nace lateral ó inferiormente del soma, baja á menudo un corto espacio, y tras un trayecto horizontal variable, se dobla para hacerse radial y subir á la capa plexiforme, no sin haber suministrado antes en su camino varias colaterales repartidas entre los corpúsculos compañeros y en planos próximos á la plexiforme.

¿A dónde van á parar los axones de los referidos elementos? Es indudable que mientras circulan en la zona primera, se ramifican prolijamente, pero no puede comprobarse con certeza su terminación. A nuestro juicio, la mayoría de tales conductores constituye una vía superficial dirigida hacia atrás y abajo y verosímilmente incorporada al fascículo basal. Según P. Ramón, muchas de estas fibras engendrarían en la región latero-ventral de la vesícula anterior un haz, que llama *lateral*, y el cual, arribado al entrecerebro, se juntaría con la vía peduncular nacida especialmente, como se sabe, del *ganglio basal ó primordial*.

En la zona de las pirámides habitan otras formas celulares, bien descritas por mi hermano, tales como: elementos globulosos de axon ascendente arborizado en la capa primera (quizá comparables á los elementos de Martinotti); y corpúsculos globulosos ó estrellados provistos de numerosas dendritas descendentes. Tampoco parecen faltar células de axon corto, según han señalado Calleja y mi hermano.

Zona plexiforme. — Es la más espesa de todas y no está tan bien limitada inferiormente como en los reptiles y mamíferos. Posee los elementos tantas veces repetidos, á saber: *a*) penachos terminales de pirámides que se extienden á veces hasta la superficie libre; *b*) arborizaciones nerviosas numerosísimas; *c*) fibras tangenciales ó de paso y dos especies de elementos de axon corto: el tipo fusiforme horizontal provisto de cilindro-eje semilargo, distribuído en la capa primera, y el tipo esferoidal de axon corto repartido á no mucha distancia de su origen (figura 853, J, H, G). P. Ramón señala, además, en esta zona pirámides dislocadas, cuyo axon desciende primero para remontarse después, y células enanas asteriformes de naturaleza desconocida.

En resumen, y para no alargar demasiado esta descripción, la corteza de los batracios corresponde en sus líneas generales á la de los reptiles y mamíferos; pero con una modificación importante, esto es, que la capa primera ó plexiforme es más compleja que en estos animales, por constar de dos formaciones: el plexo nervioso protoplásmico propio de la capa primera del hombre y vertebrados superiores, y la substancia conductriz de proyección y asociación. Por consecuencia de esta dislocación de la substancia blanca, el axon de las pirámides está vuelto hacia afuera y da origen á las colaterales, no por debajo, sino encima de la célula. Por lo demás, esta posición superficial de la substancia conductriz, que recuer-

da ya la situación de los cordones de la médula espinal, se halla también, aunque no tan acentuada, en ciertas regiones de la corteza de los mamíferos (fibras exógenas distribuídas en el asta de Ammon y fascia dentata, corteza esfenoidal cubierta por la raíz olfativa externa, etc.).

CORTEZA DE LOS PECES

En general, niégase la existencia de *pallium* ó corteza cerebral propiamente dicha en los peces. Esta región cerebral tan importante, donde radican las actividades mentales más elevadas, no ha salido aún en estos animales de la fase epitelial primitiva. En cuanto á los ganglios de la base, serían la representación genuína, conforme sostienen Edinger y todos los anatómicos, del cuerpo estriado de los mamíferos. Sin embargo, hay autores, como Studnicka (1), que han creído ver en el *pallium del petromyzon* y *protopterus* algunos grupos exíguos de células nerviosas, que reputa homólogas á las pirámides. En los urodelos, que bajo este aspecto se parecen más á los peces que á los batracios, descubre también Nakagaba (2), en la cara interna de los hemisferios, un rudimento de substancia gris. Mas para fallar en definitiva este pleito, sería preciso, tanto en los urodelos como en los peces, aplicar el método de Golgi á la coloración de las susodichas células, y comprobar en ellas los rasgos morfológicos de los corpúsculos piramidales. Hasta hoy el cromato de plata se ha mostrado impotente para esclarecer este punto.

(1) *F. G. Studnicka*: Zur Geschichte des Cortex cerebri. Verhandlung. des Anat. Gessellschaft, *Versamml. in Strassburg. vom.* 13-16 Mai, 1894.

(2) *Nakagaba*: *Journ. of Morphol.* 1891.

CAPITULO XLVII

HISTOGENESIS DE LA CORTEZA CEREBRAL

Diferenciación de las células nerviosas.—Aparición de las neurofibrillas.—Diferenciación de la neuroglia.—Paralelismo de la evolución ontogénica y filogénica.

La corteza del cerebro representa la pared superior de la vesícula anterior primitiva, cuya porción basilar, desde muy temprano espesada y prominente en la cavidad ependimal, dará origen al cuerpo estriado y lóbulo esfenoidal.

Fases primeras en los roedores (conejo, cobaya, ratón). — Las fases primeras porque atraviesa dicha bóveda ó pallium cerebral, han sido bien estudiadas por Kölliker (1) y His (2). En un principio, esta membrana consta exclusivamente de células epitélicas alargadas, paralelas y extendidas, como las análogas de la médula primordial desde el ventrículo á la superficie libre. Ulteriormente, diferéncianse dos zonas: *interna*, donde se alínean los núcleos alargados de los corpúsculos epitélicos, y *externa*, compuesta por infinidad de núcleos rodeados de escasa cantidad de protoplasma. Semejantes corpúsculos, rudimento de la futura substancia gris, corresponden verosímilmente á las *células germinales* de His, elementos todavía indiferenciados y susceptibles de dividirse por mitosis. Sin embargo, los elementos en vías de multiplicación, hállanse de preferencia en la proximidad del epitelio (embrión de conejo de ocho á diez días).

Desde el décimo día en adelante (conejo), los elementos destinados á formar la substancia gris, se multiplican notablemente disponiéndose en muchos estratos irregulares, en donde los cuerpos celulares, sumamente apretados, dejan apenas distinguir ciertos apéndices radiales, rudimento quizá, del axon y tallo protoplásmico. En este momento, la mayoría de los elementos atraviesan verosímilmente por la fase de neuroblasto de His,

(1) *Kölliker* : Embriologie, etc. (Trad. franc.), pág. 585. París, 1882.
— Handbuch der Gewebelehre des Menschen, 6 Auff. Bd. II, 1896.
(2) *W. His*: Histogenese und Zusammenhang dex Nervenelemente.
— *Verhandl. d. X internation. médic. Congrèss.* Bd. II. 1891.
— Véase también : Die Entwickelung des menschlichen Gehirns, &. Leipzig, 1904.

si bien no puede afirmarse con certeza por la imposibilidad de obtener en tal estudio impregnaciones por el método de Golgi.

Llegado el décimo-cuarto ó décimo-quinto día, la corteza ofrece dos nuevas capas: una fibrilar superficial ó externa, pobre en células y esbozo de la zona plexiforme; y otra profunda ó supra-ependimal, igualmente escasa en neuronas y de aspecto estriado en sentido horizontal. Esta última representa la primera aparición de la substancia blanca, todavía no medulada. Entre ambas zonas, pobres en corpúsculos, extiéndese el macizo de elementos alargados y apretadísimos, destinados á formar las pirámides cerebrales.

En los días que preceden al nacimiento, dicha zona gris intermedia ha crecido notablemente, exhibiendo claramente ya pisos ó planos de corpúsculos piramidales embrionarios. En ella es posible diferenciar, además de la zona plexiforme externa, una *capa de corpúsculos fusiformes y esferoidales profundos* (corpúsculos polimorfos); otra de *elementos pequeños ovoideos* situados bajo la zona plexiforme (pirámides medianas y pequeñas), y en fin, un *estrato intermedio* constituído por *pirámides grandes* bastante diferenciadas. La substancia blanca aparece muy espesa, pero la mayoría de sus fibras carece de mielina.

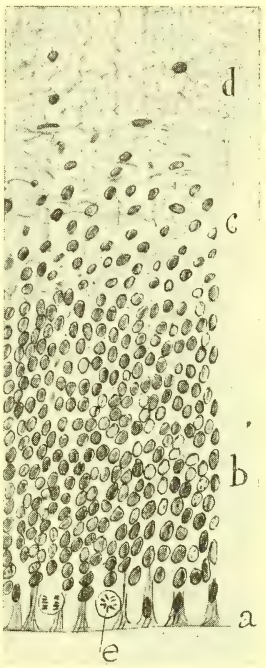


Fig. 854. — Corte de la pared de la vesícula cerebral del feto humano del segundo mes. — *a*, capa germinal; *b*, zona de los núcleos epitélicos y neuroblastos; *c*, capa intercalar; *d*, velo marginal; *e*, célula germinal (tomada de una fotografía de His).

Fases histogénicas en la corteza del feto humano. — Según His (1), que ha estudiado recientemente varios fetos humanos, la diferenciación cortical se inicia al segundo mes, presentándose, como aparece en la figura 854. Consta entonces la pared cerebral de las siguientes capas: 1.ª, cuerpos epiteliales ó zona germinal, donde se conservan todavía corpúsculos germinales (*e*) en vías de mitosis; 2.ª, la zona de los núcleos, formación espesa donde residen muchos núcleos de elementos epiteliales y neuroblastos (*b*); 3.ª, capa intercalar de aspecto plexiforme con pocos núcleos; y 4.ª, el *velo marginal* (*Randschleien*), formación de apariencia reticulada y que His considera como verdadero retículo neuróglico, aunque bien pudiera ser esta red mera apariencia debida al entrecruzamiento de apéndices cola-

(1) *W. His*: Die Entwickelung des menschlichen Gehirns, &. Leipzig, 1904.

terales de los corpúsculos radiales ó epitélicos. Por esta época no existe todavía substancia blanca ni diferenciación de substancia gris.

Esto ocurrirá más adelante, es decir, al principio del tercer mes. Nótese en la fig. 855, *c*, cómo muchos neuroblastos han emigrado debajo del velo marginal, donde constituyen un macizo de células bipolares, primer rudimento de la substancia gris.

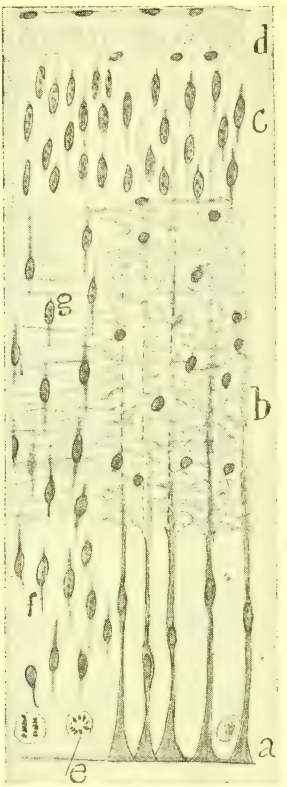


Fig. 855.—Corte de la corteza fetal humana (comienzo del tercer mes).—*a*, capa germinal; *f*, neuroblastos y núcleos de células epitélicas; *b*, substancia blanca rudimentaria; *c*, substancia gris rudimentaria; *d*, velo marginal; *g*, *f*, neuroblastos provistos ya de una expansión radial. (Tomada con algunas variantes de un esquema de His).

Tales elementos han debido pasar ya de la fase de neuroblasto, toda vez que se observa por debajo (*b*) una ancha faja de aspecto plexiforme, recorrida horizontal ú oblícuamente por gran número de fibras, que son innegablemente axones todavía inmaturos y exentos de mielina. Repárese también que la zona germinal continúa elaborando neuroblastos, los cuales adquieren inmediatamente forma bipolar (fig. 855, *e*, *f*).

Diferenciación morfológica de los elementos nerviosos.—Las investigaciones neurogénicas de Wignal (1), nosotros (2), Retzius (3), Kölliker (4), Stephanowska (5), etc., coinciden en un punto esencial, á saber: que la diferenciación morfológica de las pirámides se inicia en las zonas más hondas, singularmente en la intermedia ó de células grandes, progresando ulteriormente hacia las superficiales ó pequeñas pirámides á que pertenecen las neuromas de más tardía evolu-

(1) *Wignal:* Recherches sur le developpement de la substance corticale du cerveau et du cervelet. *Arch. de physiol. nor. et pathol.*

(2) *S. R. Cajal:* Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammiferes. *La Cellule.* Tomo VII, 1891.

(3) *G. Retzius:* Ueber den Bau der Oberflachenschicht der Grosshirnrinde beim Menschen und bei den Säugethieren. *Biol Forering. Forhandl.*, 1891.

— Die Cajal'schen Zellen der Groshirnrinde beim Menschen und bei Säugethieren. *Biol. Miters.* N. F. Bd. V, 1893.

(4) *Kölliker*: Lehrbuch der Gewebelehre, Bd. II, 6 Auf. 1896.

(5) *Stefanowska*: Evolution des cellules nerveuses chez la souris aprés la naissance. Bruxelles, 1898.

ción. En el momento del nacimiento son las pirámides gigantes las más adelantadas en morfología y diferenciación intra-protoplásmica.

¿En qué orden aparecen las expansiones celulares? Nuestras investigaciones efectuadas con el método de Golgi, en el feto de ratón y conejo y en estos mismos animales de pocos días, han dado los siguientes resultados, en gran parte confirmados por Retzius, Kölliker, Berkley (1), Thomas (2), Stephanowska, etc.

Fase de neuroblasto. — La primera expansión nacida del soma, es el cilindro-eje y, por consiguiente, durante las fases más tempranas, las neuronas reproducen el *neuroblasto* de His. Pero en los animales recién nacidos y fetos de término, son rarísimos los elementos que reproducen este estadio. Las poquísimas células de este género, halladas por nosotros en el ratón y conejo de término, pertenecen á las categorías de axon corto, tipo neuronal muy tardíamente desarrollado. En el feto humano, del séptimo al noveno mes, la fase neuroblástica se observa en algunos corpúsculos de axon corto de la zona primera. Aun después del nacimiento, existen en el hombre células que no han salido de este estadio.

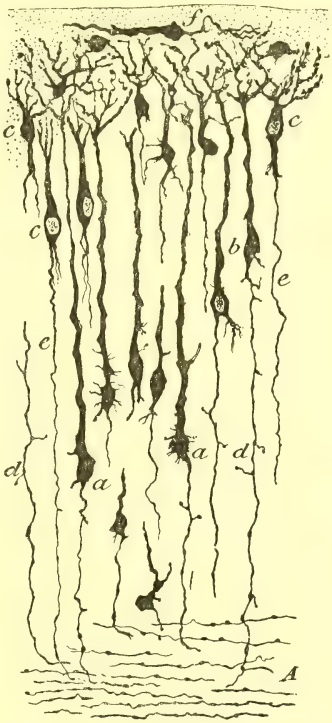


Fig. 856. — Trozo de la corteza cerebral del feto de ratón de término. — *a*, pirámides grandes; *b*, *c*, pirámides medianas y pequeñas; *e*, axon; *d*, colaterales iniciales del axon; *f*, célula horizontal de la capa plexiforme.

Fase bipolar. — Desde el tercer mes de la vida intrauterina en el hombre, y desde el décimo cuarto ó décimoquinto de la concepción en el conejo y ratón, la inmensa mayoría de las pirámides afecta la forma bipolar, según han mostrado las investigaciones de Magini (3), Vignal y His. En el ratón, conejo y perro recién nacidos, como hicimos notar nosotros, mantienen todavía esta fase, con ligeras variantes, casi todas las pequeñas pirámides (fig. 856, *c*).

(1) *Berkley:* The intracerebral nerve-fibre terminal apparatus &. *Johns Hopkins Hospit. Reports*, vol. VI, 1896.

(2) *André Thomas:* Contribution á l'étude du developpement des cellules de l'écorce cérébrale par la méthode de Golgi. *Compt. rend. des séances de la Société de Biologie.* Séance du 27 janvier, 1894.

(3) *Magini:* Sur la neuroglie et les cellules nerveuses cérébrales chez les foetus. *Arch. ital. de Biol.*, tomo IX.

Durante esta época, el soma es ovoideo, liso y prolongado radialmente, y de sus polos brota: una expansión externa, recia, fuertemente varicosa (1), conforme reconoció ya Magini, terminada en la superficie cerebral ó antes de llegar á ella, mediante una varicosidad, á veces bifurcada; y una expansión interna, fina (I), igualmente provista de varicosidades, aunque menos voluminosas que las citadas, y continuada inferiormente con un tubo de la substancia blanca. Faltan en esta fase las dendritas basilares y colaterales nerviosas (figura 857, *a*, *d*).

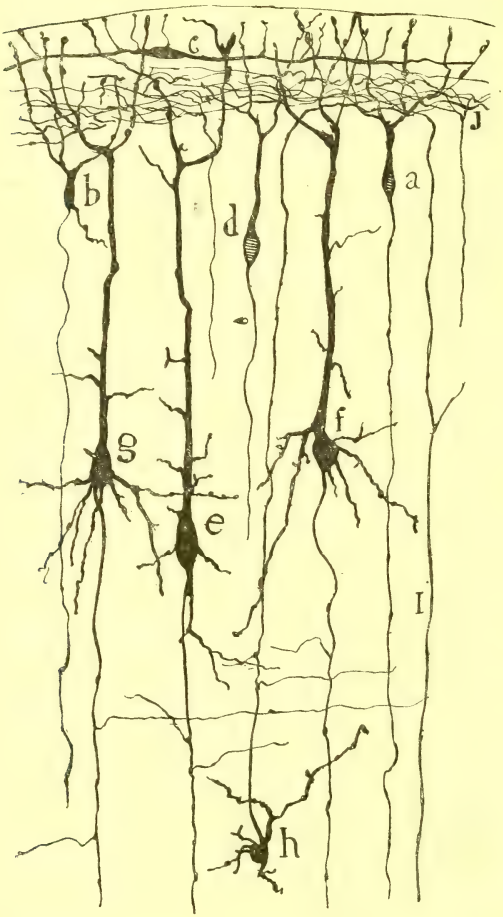


Fig. 857. — Trozo de un corte frontal del cerebro del ratón de cuatro días. — *a*, *d*, pirámides pequeñas en fase bipolar; *b*, una en que ya existe una dendrita descendente; *e*, *f*, *g*, pirámides; *h*, *a*, célula de Martinotti; I, fibra llegada de la substancia blanca.

Aparición de las dendritas basilares y colaterales del tallo. — Poco después de la fase bipolar y algunos días antes del nacimiento en el ratón y conejo, puede verse ya en el soma de las pirámides grandes una dendrita descendente nacida cerca del axon ó formando un tallo común con éste, y alguna rama protoplásmica basilar. Casi simultáneamente brotan bajo la forma de espinas cortas, las dendritas laterales del cuerpo, siguiendo después las colaterales del tallo radial, las cuales se desarrollan de abajo á arriba (*e*, *g*), según hace notar Stefanowska. Pero antes de surgir todas estas dendritas, diferénciase el penacho terminal, que al principio es grosero y formado por dos ó tres ramas cor-

(1) Estas varicosidades han sido también notadas por Thomas, quien les concede importancia para la evolución de las neuronas. Sin embargo, los granos sumamente gruesos dibujados por este autor, pudieran muy bien ser el resultado de alguna alteración *post mortem* de las células.

tas, muy varicosas, extendidas hasta cerca de la *pía* (fig. 856, *c*). Algunos días después del nacimiento, en el ratón todavía existen muchas pirámides pequeñas exentas de dendritas ó con alguna dendrita basal rudimentaria (fig. 857, *a*, *b*).

Aparición de las colaterales nerviosas. — Conforme descubrimos nosotros, las colaterales se inician en el axon bajo la forma de espinas cortas que crecen en ángulo recto y se terminan por una varicosidad (fig. 856, *d*). Las primeras colaterales pertenecen á las pirámides gigantes, correspondiendo de ordinario á las más altas ó inmediatas al soma; sólo más adelante se desenvolverán las colaterales más inferiores (contra el dictamen de Stefanowska, que supone la aparición en un orden inverso de tales ramas). Después del nacimiento, no han nacido todavía las colaterales en la mayoría de las pequeñas pirámides y de muchos corpúsculos polimorfos; en cambio, las ya formadas, procedentes de pirámides gigantes, han crecido notablemente, dicotomizándose y terminando sus ramas por grumos ó esférulas (*g*). En los días siguientes al nacimiento, dichas ramas son emitidas también por muchos elementos piramidales pequeños, alcanzando en los grandes notable longitud, muy señaladamente las iniciales ó superiores, que muestran ya varias derivaciones secundarias y terciarias. Finalmente, como Stefanowska ha reconocido, nacen también del tallo radial y penacho terminal las espinas ó apéndices piriformes. La tardía presentación de estos apéndices señala la madurez funcional de la neurona.

Formación de las fibras nerviosas centrípetas. — En el ratón recién nacido obsérvanse ya modeladas, en lo principal de su ramaje, las fibras sensitivas, visuales y acústicas, cuyas arborizaciones sólo se completarán á los veinte ó treinta días. Las fibras de asociación son también muy precoces, apareciendo ya á los tres ó cuatro días después del nacimiento, como se ve en la fig. 857, I, donde una fibra de este género fué seguida hasta la capa plexiforme. Asimismo las fibras de Martinotti son bastante tempranas, tanto que en el ratón de uno á dos días existe ya un plexo nervioso en el piso más inferior de la zona plexiforme (fig. 857, J).

Diferenciación estructural. — Por lo común, antes del nacimiento es imposible reconocer los dos principales factores del protoplasma: los husos de Nissl y las neurofibrillas de Bethe; pero en el conejo, gato y perro acabados de nacer, dibújanse ya en las pirámides gigantes, aunque pequeños y mal deslindados, grumos de Nissl y un armazón neurofibrillar.

Respecto de este último factor constructivo, las investigaciones que hemos efectuado recientemente (1) con el método del nitrato de plata reducido (fig. 858), enseñan que la célula nerviosa pasa por estas cuatro fases sucesivas:

(1) *S. Ramón Cajal*: Un sencillo método de coloración selectiva del retículo protoplásmico y sus efectos en los diversos órganos nerviosos. *Trab. del Lab. de Invest. biol.* Tomo II, 1903.

a) Fase indiferenciada ó incoloreable. — El protoplasma, que en este estadio carece de apetencia por los colorantes de las neurofibrillas, parece exclusivamente formado por un espongioplasma grosero de trabéculos granulosos sembrados de finísimas granulaciones cromáticas. En esta situación hállanse todas ó casi todas las pirámides cerebrales antes del nacimiento, así como la inmensa mayoría de las mismas en los primeros días de la vida extrauterina. El núcleo ofrece un nucleolo rico en esférulas, y esparcidos por el jugo nuclear, percíbense algunos gránulos que atraen el nitrato de plata.

b) Fase de neurofibrilación superficial. — Las neurofibrillas aparecen por primera vez en el tallo radial y axon de las pirámides gigantes, extendiéndose por la capa cortical del soma, pero no por el interior de éste, que permanece todavía en la fase indiferenciada (fig. 858, B). Tales fibrillas son finas, algo varicosas y engendran una red de mallas prolongadas que parece desvanecerse en el tallo y axon, donde el armazón se reduce á un haz de hilos paralelos. En muchas células el axon se diría formado de una sola neurofibrilla resultante de la fusión y convergencia de varias hebras llegadas del tallo y dendritas basilares. No rara vez muéstranse dichas fibras con espesamientos nudosos (estado grumoso).

En el conejo y perro recién nacidos ó de algunos días, sólo las pirámides gigantes y algún elemento de mediana talla muestran neurofibrillas. Esta circunstancia, que nuestro método pone muy bien de manifiesto, permite seguir perfectamente las expansiones, particularmente el tallo principal y axon, que cruzan radialmente toda la corteza (*b*).

c) Fase de neurofibrilación profunda.—La red de neurofibrillas se extiende al centro de la célula disponiéndose ya en dos plexos : uno denso perinuclear y otro flojo ó cortical, ambos continuados con las expansiones. Las hebras se alisan, desapareciendo los nudos y los hilos más finos ó neurofibrillas secundarias parecen disminuir en número, si bien subsiste todavía muy claramente el estado reticulado (fig. 858, A).

Por esta época comienza también el axon á desdoblarse, en virtud de una suerte de segmentación longitudinal de su neurofibrilla inicial, surgiendo las colaterales, según se aprecia en la fig. 858, *c*, mediante el brote ó ramificación en ángulo recto de uno de dichos filamentos paralelos. Primitivamente, pues, las colaterales nerviosas representan ramas divisorias de neurofibrillas principales.

d) Fase fasciculada. — Desde los cinco á los treinta días (perro, conejo) las neurofibrillas hacen su aparición en las pirámides medianas y corpúsculos polimorfos, así como en las células de axon corto de talla voluminosa. En las pirámides grandes, donde se adelanta su presentación, alcanzan ahora una riqueza extraordinaria, formando hacecillos que pasan desde el tallo y dendritas al soma y de éste al axon, que ya no encierra uno ó dos filamentos como antes, sino un haz compacto distribuído

por las colaterales. Muchos filamentos finos ó secundarios desaparecen ó se tornan imperceptibles, quizás por haber perdido su orientación casi transversal que los hacía visibles. En fin, las colaterales nerviosas au-

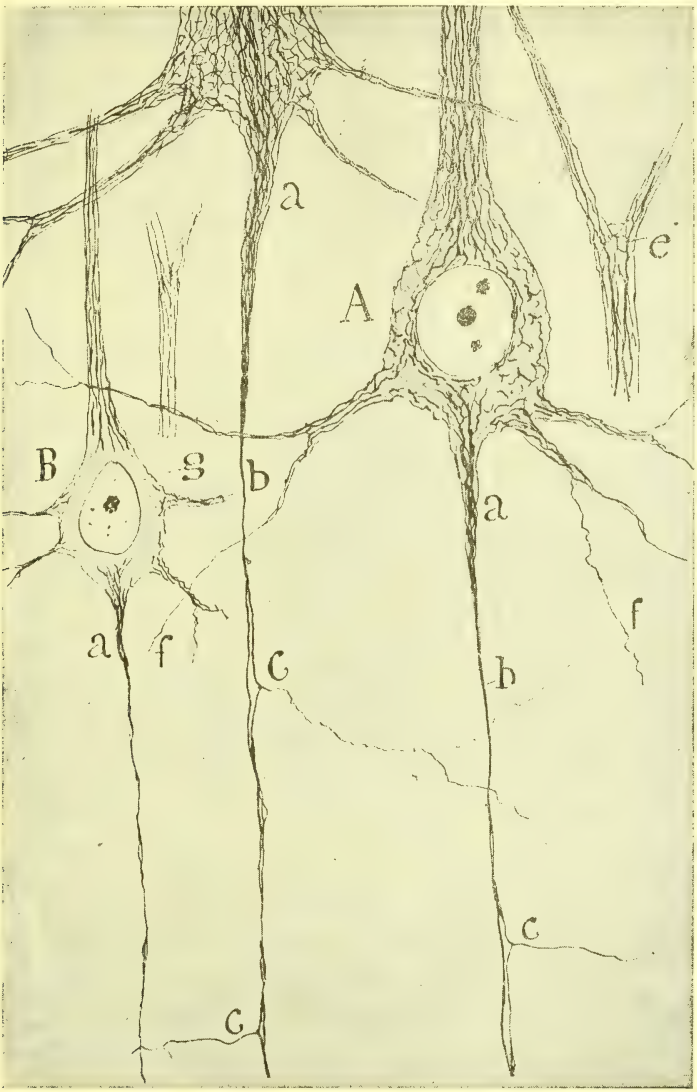


Fig. 858.—Células piramidales grandes del perro de diez días.—A, pirámide grande provista ya de red perinuclear ; B, célula mediana con espongioplasma indiferenciado ; *a*, axon ; *b*, vértice de cono de éste ; *c*, brote de colaterales ; *f*, ramas dendríticas provistas de una sola neurofibrilla.

mentan su contingente neurofibrilar, observándose que sólo las últimas ramillas dendríticas y nerviosas constan ahora de un solo filamento axial.

Las precedentes observaciones sobre la evolución de las neurofibrillas

parecen probar que tales filamentos son susceptibles de crecer de dos maneras : por emisión en sus trayectos y cabo terminal de verdaderas ramas, y por una especie de segmentación longitudinal, que acaecería tanto en el soma como en las expansiones. De todos modos, este punto, de gran importancia para el esclarecimiento de la significación del armazón protoplásmico, exige todavía nuevas investigaciones.

Evolución de las células de axon corto. — Poco sabemos de la evolución morfológica de esta categoría de elementos, á causa de la extrema rareza con que se impregnan en los animales recién nacidos ó fetos de término. Sin embargo, algunos resultados obtenidos en el feto de ratón, nos permiten suponer que pasan también, como las neuronas de axon largo, por las fases neuroblástica y bipolar, apareciendo tardíamente las ramillas de las arborizaciones nerviosas y las dendritas delgadas horizontales y descendentes. En el niño recién nacido todavía muestra alguno de estos elementos de la zona plexiforme cierta orientación radial y el predominio de la dendrita ascendente, que se remonta á veces hasta la *pía*.

En cuanto á la evolución de las células especiales ú horizontales de la capa primera, la hemos tratado ya al analizar la corteza típica, con ocasión de la cual hemos referido las interesantes fases embrionarias de las mismas, descubiertas por Retzius y confirmadas por Kölliker y nosotros.

Desarrollo de la neuroglia.—Efectúase según el mecanismo y los trámites ya descritos con ocasión de la histogenesis medular. Recordemos que las células neuróglicas no son otra cosa que elementos epitélicos dislocados, y por lo que respecta al cerebro, las pruebas de esta doctrina las hallamos en el aspecto de las preparaciones de los embriones de término del ratón y conejo. Como se ve en la figura 859, *c*, en el ratón y conejo recién nacidos, todas las células epiteliales alcanzan exteriormente la superficie cerebral (según observaron hace tiempo Magini y Vignal en los mamíferos, y Retzius y Kölliker en la corteza humana), terminándose mediante un penacho de ramas ascendentes. Cada una de estas ramas, á la manera de las fibras radiales del cerebelo, ofrecen al acabar bajo la *pía*, una excrecencia piramidal de base exterior que, poniéndose en contacto con las compañeras, constituyen una cutícula ó cubierta general para la substancia gris. En su porción profunda ó indivisa, las fibras epitélicas poseen, según reconoció Magini, ciertos espesamientos ovoides, no correspondientes á núcleos como creyó este autor, sino á acúmulos protoplásmicos. Hacia el octavo día del nacimiento en el ratón, las fibras radiales ó epitélicas se adelgazan notablemente y las varicosidades disminuyen de volumen. En fin, á los veinte ó veinticuatro días, la prolongación exterior de la célula ependimal, así como el penacho periférico, se han reabsorbido, no quedando sino una prolongación externa relativamente corta, ramificada, pero cuyas ramillas no traspasan ya las porciones más profundas de la substancia blanca.

En el hombre, conforme ha demostrado Retzius, las fibras radiales subsisten hasta después del nacimiento, desapareciendo ulteriormente. En nuestros preparados del niño de un mes, no es posible ya sorprender tallos epiteliales en la substancia gris, ni restos del penacho terminal submeníngeo. Esta atrofia efectúase por un adelgazamiento progresivo de la expansión que se hace discontinua, absorbiéndose probablemente sus restos.

Mucho antes de desaparecer las células epitélicas, han emigrado ya hacia la periferia un gran número de éstas, para transformarse en corpúsculos de neuroglia. En la fig. 859, *e*, correspondiente á un conejo de pocos días, percíbense algunas células epitélicas que han abandonado la superficie ventricular, estacionándose en diversos planos de la substancia blanca y gris. En las zonas superficiales y singularmente en la plexiforme, células epiteliales dislocadas en fecha mucho más temprana, ostentan ya numerosas expansiones colaterales rizadas, amén de las radiales interna y externa, testimonio de su abolengo epitelial. En fin, junto á los vasos y adheridos al endotelio, aparecen ciertos elementos en araña, cuya procedencia es dudosa. Puesto que todas estas fases de dislocación y diferenciación morfológica de las células epitélicas para transformarse en neuróglicas, han sido detalladas suficientemente en otros capítulos de este libro, no nos detendremos en referirlas aquí por la menuda.

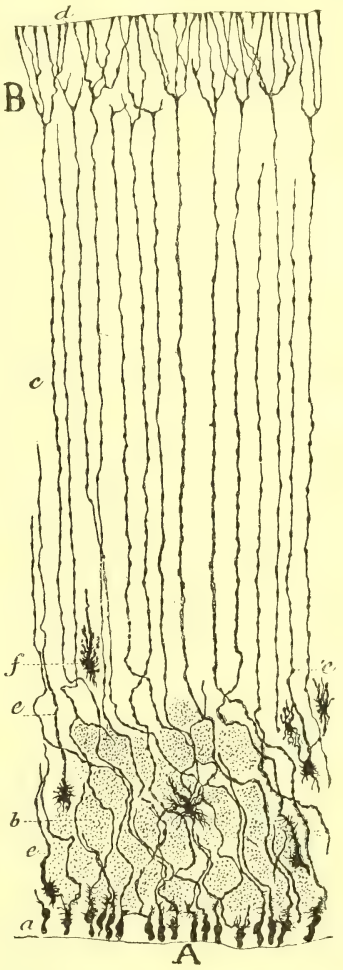


Fig. 859.— Células epiteliales y neuróglicas de la corteza cerebral del conejo de pocos días.—A, cuerpos de las células epiteliales; B, penachos periféricos; *c*, fibras radiales; *b*, haces de substancia blanca; *e*, células epiteliales dislocadas.

Paralelismo de las evoluciones filogénica y entogénica. — Del estudio que acabamos de hacer sobre el desarrollo de la corteza cerebral en la serie animal y en el estado embrionario y juvenil de los mamíferos, se deduce que, las fases ontogénicas de la pirámide cerebral ó *célula psíquica* (como la hemos designado por alusión á la dignidad de sus activi-

dades) (1), corresponden bastante bien á las fases filogénicas. En la figura 860, tomada de un trabajo nuestro sobre el tema, se patentiza dicha similitud. Adviértase, cómo la fase de neuroblasto reproduce *grosso modo*, la disposición adulta de las neuronas de los invertebrados, y cómo las formas que va recorriendo la neurona durante la ontogenia humana, se aproximan mucho á las adultas de batracios y reptiles. Con todo, alguna fase ontogénica queda sin representación filogénica, por ejemplo, la de bipolaridad ; mas ya sabemos que el desarrollo individual es más



Fig. 860. — Esquema destinado á mostrar la semejanza de la filogenia y de la ontogenia de la pirámide cerebral. — A, célula piramidal de la rana ; B, de un reptil ; C, del ratón ; D, del hombre ; *a*, neuroblasto ; *b*, fase bipolar ; *c*, pirámide con penacho ; *d*, pirámide con dendrita basilar ; *e*, pirámide con colaterales nerviosas y ramas del tallo.

rico en formas de transición que el de las especies, por representar aquel un movimiento serial continuo y éste un proceso discontinuo, á causa de la eliminación de las formas de paso.

El mismo paralelismo se observa en las células neuróglicas. En los peces, batracios y reptiles, el único armazón neuróglico hállase representado por los elementos epiteliales ó ependimales, los cuales, en las aves y mamíferos, corresponden á fase entogénica fugaz y muy temprana.

(1) *S. R. Cajal* : Les nouvelles idées sur la Structure du systeme nerveux. &. París, 1894.

CAPITULO XLVIII

CONSIDERACIONES ANATOMO-FISIOLÓGICAS SOBRE EL CEREBRO

Plan de organización cerebral.—Teorías de Flechsig y Monakow.—Conjetura sobre el plan estructural del cerebro (focos perceptivos y focos conmemorativos primarios y secundarios).—Monolateralidad de los centros conmemorativos. Postulados económicos y fisiológicos (unidad de impresión, simetría concéntrica, justificación de los entrecruzamientos). — Teorías histológicas sobre el sueño, adaptación cerebral, perfeccionamiento de la asociación, compensaciones fisiológicas, etc.

Después del largo y fatigoso análisis que acabamos de hacer de la textura de la corteza cerebral, hora es ya de sintetizar los resultados más generales y de formular, en cuanto el estado todavía imperfecto de nuestro saber lo consienta, el plan estructural del cerebro. En este capítulo nos ocuparemos, desde luego, en el examen de las teorías más autorizadas, así anatómicas como histológicas, pasando después á exponer la hipótesis provisoria más aceptable, ínterin la investigación acaba de allegar todos los datos y permite elaborar una doctrina definitiva.

TEORÍAS ANATÓMICAS DEL CEREBRO

Teoría de Flechsig.—Hemos aludido ya en diversos capítulos de esta obra á la importante doctrina anatomo-fisiológica de este autor; pero conviene ahora detallar algo más lo dicho anteriormente, presentando el conjunto de las ideas del famoso neurólogo de Leipzig.

Comienza Flechsig (1) por declarar que la corteza cerebral no es una masa homogénea, sino que topográfica, histológica y fisiológicamente se compone de centros separados que distingue en *esferas de proyección* ó *percepción* y *esferas de asociación* ó *intelectuales*.

a) Los *centros de proyección* corresponden á las *esferas* sensoriales y motrices señaladas en el cerebro merced á los trabajos, en gran parte concordantes, de Hirtzig, Ferrier, Monakow, Munk, etc.

Poseen estos focos textura diversa de los de asociación y diferente también en cada uno de ellos, y caracterizaríanse anatómicamente por estar enlazados con los focos inferiores (cerebro intermedio, medio, bulbo y médula), mediante dos especies de fibras de proyección : *centrípe-*

(1) *Flechsig:* Gehirn und Seele. Leipzig. (Discurso rectoral), 1894. Véase también *Neurol. Centralbl.*, 1895.

tas y *centrífugas*. Mediante las centrípetas ó sensoriales recibirían excitaciones recolectadas por los órganos de los sentidos, y mediante las motrices ó centrífugas, las reflejarían hacia los núcleos musculares periféricos.

Dichos centros de proyección son cuatro, á saber : el *sensitivo-motor*, el *visual*, el *acústico* y el *olfativo*, todos los cuales residen en los lugares corticales que dejamos más atrás consignados.

b) Los *centros de asociación* poseen una textura especial, aunque igual en todos ellos (corteza de cinco capas), y tienen por característica anatómica el no recibir ni emitir los citados conductores de proyección, y el asociarse, mediante fibras aferentes y eferentes, con los focos de proyección. Cada esfera de asociación recolectaría, pues, á favor de los conductores sensoriales aferentes, todas las excitaciones ó resíduos sensoriales originados en los focos de proyección, al paso que, por intermedio de conductores centrífugos, reaccionaría sobre las esferas de sensación, bien inhibiendo, bien excitando los impulsos reflejos.

Los centros de asociación ocupan en el hombre los dos tercios de la corteza, y son en número de tres : el *anterior* extendido por la porción anterior del lóbulo frontal, el *medio* correspondiente á la *ínsula de Reil*, y el *posterior* que abarca una gran parte de los lóbulos occipital y temporal y casi todo el parietal.

La gerarquía fisiológica de ambas categorías de centros es muy diversa. Las *esferas de proyección* son comunes al hombre y mamíferos y constituyen el cerebro animal ó vegetativo (percepción y reflejismo motor, etc.), mientras que las *esferas de asociación*, ausentes en los roedores, apenas desarrolladas en los carniceros, algo más desenvueltas en los primates, donde ya alcanzan el tercio de la corteza, y sumamente extensas en el hombre, en donde ocupan los dos tercios corticales, representan el *subtractum* de las actividades psíquicas más elevadas (movimiento voluntario, memoria, inteligencia, sentido estético y moral, etc.). La ausencia de focos de asociación implica la falta de vida intelectual: así los roedores que carecerían de estos centros, y el niño recién nacido en quien no están todavía diferenciados, sólo son capaces de actos reflejos. Ven, sienten, oyen y se mueven, pero no piensan ni son capaces de obrar sobre los focos de proyección ó sensación para dirigir su actividad y reglar sus descargas motrices.

Argumentos en que se apoya la doctrina de Flechsig. — Las ideas que acabamos de exponer se basan en los resultados del método de la medulización sucesiva (método de Flechsig) en el embrión humano y niño recién nacido. Según Flechsig, la medulización de las vías nerviosas marcha de abajo á arriba, desde la médula al bulbo y telencéfalo, y sólo cuando estas partes están organizadas, aparece la mielina en la corteza cerebral. En esta misma, la medulización se produce por series de vías

fisiológicamente diferenciadas, iniciándose en los centros de proyección é invadiendo mucho tiempo después los de asociación. Por ejemplo : en el niño recién nacido, únicamente los focos de proyección del cerebro muestran sus vías meduladas (fibras centrípetas y centrífugas), circunstancia que permite distinguir perfectamente estos focos entre sí, así como diferenciarlos de los asociativos, todavía exentos de tubos mielínicos. Al empezar el segundo mes, surgen otras fibras mielínicas dirigidas desde los centros de proyección hasta la vecina corteza de asociación, y las cuales no serían otra cosa que colaterales brotadas de conductores sensoriales aferentes ó proyectivos. En fin, algún tiempo después, los focos de asociación y zonas intermediarias entre éstos y los de proyección, se medulan, apareciendo conductores arciformes ú horizontales largos, centrípetos y centrífugos, destinados á juntar ambos órdenes de centros. En sentir de Flechsig, ningún conductor originado en centro de asociación podría seguirse hasta la corona radiante, ni ganaría, por tanto, los focos grises inferiores.

Como prueba del dualismo funcional de la corteza, alega Flechsig : *a*) estudios de anatomía comparada, confirmativos de la falta de centros de asociación en los roedores y vertebrados inferiores; *b*) autopsias reveladoras de que en los hombres de superior talento, las esferas de asociación, singularmente la posterior, alcanzan notable desarrollo; *c*) en fin, varios casos clínicos seguidos de autopsia (caso de Heubner, Nothagel, etcétera), en los cuales la pérdida, por lesión cerebral, de los focos visuales ó acústicos no fué seguida de abolición de la memoria ni de la ideación correspondiente; hecho inexplicable si, cual suponen algunos, los mismos focos corticales destinados á la percepción (visión, audición) intervinieran en la función conmemorativa respectiva.

La importante teoría de Flechsig, presentada, por cierto, en forma muy sugestiva y brillante, produjo al ser conocida por los neurólogos, fisiólogos y psicólogos, un estado emocional sólo comparable con el creado tiempo atrás, por la patología celular de Virchow, ó los memorables estudios bacteriológicos de Pasteur. No es extraño, pues, que la novísima doctrina granjeara inmediatamente muchas adhesiones en Alemania (Kupffer, Kirschhof, etc.), ni que conquistara en Bélgica y Francia talentos tan claros como Van Gehuchten (1) y Jules Soury (2).

Por desgracia, á la fase de entusiasmo, quizá excesivo, ha sucedido hoy la del desencanto, no menos extremado ; y el creciente desvío amenaza con arruinar hasta el principio pluralista anatomo-funcional, base y fundamento de la concepción del neurólogo de Leipzig. He aquí, en concreto, las principales objeciones asestadas á la citada teoría, en nombre, ya

(1) *Van Gehuchten :* Structure du Telencéphale (Centres de proyection et centres d'Association). *Conference faite à l'assemblée générale de la* 66.ª *session de la Societé scientifique de Bruxelles, tenue à Malines.* Le 29 Octobre, 1896.

(2) *J. Soury* : Systeme nerveux central. Structure et Fonctions, París, 1899.

de la anatomía patológica, ya de la crítica metodológica, ya de la psicología, por Monakow, Dejerine, Siemerling, Mahaim, Vogt y otros.

1.º Según Monakow (1), casi todas las esferas que Flechsig considera de asociación, se relacionan, mediante fibras de proyección, con focos inferiores. Así, la mayor parte de las circunvoluciones parietales poseen una vía descendente terminada en el pulvinar; la segunda circunvolución temporal y la occipito-temporal, enlázanse con el foco talamico-posterior; la segunda y tercera frontales y un territorio de la ínsula, continúanse con el núcleo talámico interno, etc.

2.º Por su parte, Dejerine (2) argumenta contra Flechsig, declarando que el fascículo de Türck (importante vía de proyección), procede de la segunda y tercera circunvoluciones temporales (*corteza de asociación* de Flechsig); que las fibras cortico-rúbricas nacen del lóbulo parietal, y que ciertos conductores originados de las áreas anterior y media del lóbulo frontal, después de marchar por el segmento anterior de la cápsula interna, ganan el núcleo interno del tálamo. Y en fin, sostiene con la mayor energía que todos ó casi todos los lugares corticales dan origen á fibras de proyección terminadas en diversos segmentos del eje cerebro-raquídeo, careciendo, en consecuencia, de realidad el hecho anatómico (ausencia y presencia de fibras de proyección) que sirve de base á la concepción de Flechsig.

3.º Ferrier y Turner (3) han hallado en la corteza occipital del mono dos especies de fibras proyectivas ascendentes y descendentes, destinadas á enlazar el cerebro con el tálamo óptico y tubérculo cuadrigénimo anterior. Análoga aserción hace Rutishauser (4), quien ha sorprendido en el lóbulo frontal del mono un sistema descendente terminado en parte en el tálamo y en parte en la protuberancia. Parecidos reparos hacen Siemerling (5), Vogt (6), Mahaim (7), etc.

Vogt sobre todo hace valer, contra Flechsig, no sólo razones anatómicas, sino también fisio-psicológicas, declarando que la psicología actual exige, para comprender el paralelismo emocional de los actos intelectuales, un sistema de proyección susceptible de relacionar, de un modo inmediato, los centros de ideación con los motrices subcorticales. Añade que la doctrina anatomofisiológica de los centros de asociación, carece

(1) *Monakow: Arch. f. Psychiatrie*, vol. 27.

— Véase sobre todo:

Ueber den Gegenwärtigen Stand der Frage nach der Lokalisation im Grosshirn. *Ergebn. d. Physiol.* 1 Jahrg. Wiesbaden, 1902.

(2) *Dejerine:* Sur les fibres de proyection et d'association des hemisphères cérébraux. *Societé de Biol.*

(3) *Ferrier et Tourner:* An experimental research upon cerebro-cortical afferent and efferent tracts. *Proc. of the Royal Soc.*, vol. 57. *Neurol. Centralbl.* 1898.

(4) *Rutishauser*: Experimenteller Beitrag zur Stabkranzfaserung im Frontalhirn des Affen. *Monatschr. f. Pschiatrie u. Neurol.* Bd. V, 1899.

(5) *Siemerling:* Ueber Markscheidenentwickelung des Gehirns und ihre Bedeutung für die Localisation. *Versamml. des Vereins des deutsch. Irrenarzte zu Bonn am* 17 Sept. 1898, *gehalt. Vortrage.*

(6) *O. Vogt:* Flechsig's Association Centrenlehre, ihre Anhänger und Gegner. *Zeitschr. f. Hypnotismus*, &. Bd. V, Heft. 6.

(7) *Mahaim*: Centres de projection et centres d'association, &. Liege, 1897.

de todo valor psicológico, ya que el esclarecimiento del mecanismo de las operaciones psíquicas sólo podrá recibir auxilios eficaces de la fina histología cortical, urgiendo, por tanto, la creación de una psicología celular que responda á este propósito.

No menos expresivas son las objeciones exgrimidas contra el método embriológico de Flechsig.

Dejerine hace notar la falta de lógica que se comete negando las vías de proyección de la corteza asociativa, solo por el hecho de no desenvolverse durante los dos primeros meses después del nacimiento, como si tales fibras no pudieran aparecer más adelante. Pero quienes insisten especialmente sobre la improcedencia del método de la medulización progresiva para fundamentar la concepción del sabio de Leipzig, son Siemerling, Vogt y señaladamente Monakow.

He aquí algunas observaciones:

a) Para que las conclusiones de Flechsig sean legítimas, fuera preciso que las vías de proyección se desarrollaran siempre antes que las de asociación, las periféricas con prelación á las centrales, y las sensitivas primero que las motrices; pero las investigaciones de Monakow, Vogt, Siemerling y en parte también las de Righetti, Wesphal y otros, prueban que esta regla tiene tantas excepciones que pierde casi todo su valor. Por ejemplo: en el cerebro, contemporáneamente con la aparición en los focos sensoriales de fibras radiantes, percíbense ya numerosos tubos de asociación cuyo curso es imposible seguir, aumentando todavía esta dificultad la circunstancia de iniciarse la mielina en cualquier parte del trayecto de los conductores y no en el sentido de la conducción como quiere Flechsig.

b) En la médula, donde el estudio es más fácil que en el cerebro, no es exacto tampoco que las fibras de proyección precedan á las de asociación ni las sensitivas á las motoras. Así, Monakow (y Trepinski, Giese, Westphal, etc.), citan casos en los cuales, contemporáneamente con las radiculares de la médula del feto humano, se medulan fibras de la comisura anterior y tubos cordonales; y esto antes que los mismos nervios espinales motores y sensitivos posean rastro de mielina.

c) Conforme hace notar Westphal, ocurre á menudo que el nervio óptico (neurona de primer orden) se medula al mismo tiempo y aun después que las radiaciones ópticas (neurona de segundo orden).

d) En pleno cerebro ha encontrado Monakow circunvoluciones cuyos fascículos de asociación aparecen medulados antes que los de proyección correspondientes.

Todos estos hechos son muy graves para la teoría de Flechsig, porque tienden á quitar valor á las leyes de la medulización sobre que se funda la doctrina, leyes que tienen por postulado general el que la mielina se forme según el orden de aparición de las funciones.

En contestación á estas críticas, algunas de las cuales tienen demasiada fuerza para ser menospreciadas, ha modificado Flechsig su doctrina (1). Como resultado de nuevas investigaciones embriológicas, reconoce ya la existencia en los focos de asociación de fibras proyectivas, aunque siempre en menor número que en las esferas de sensación. Además, subdivide los centros de asociación, por la fecha de su medulización, en dos

(1) *Flechsig:* Neue Untersuchungen uber die Markbildung in der menschlicher Grosshirnlappen. *Neurol. Centralbl.*, 1898, 1.° de noviembre.

categorías: 1.ª, áreas embriológicas tardías ó terminales que se medularían por lo menos un mes después del nacimiento; y áreas embriológicas intermediarias, situadas entre las anteriores y los centros de proyección, y en las cuales la mielina aparecería en la época del nacimiento. En junto, todos los focos nuevamente diferenciados por Flechsig, incluyendo los de proyección, llegarían á 40. Y este número no lo reputa definitivo.

Entre los nuevos centros de proyección incluye el *asta de Ammon*, *subículo* y una porción del *gyrus fornicatus*, provincias corticales que, según resulta de mis investigaciones, no reciben fibras olfativas directas ó de primer orden sino de segundo. Este hecho es interesante porque prueba que los órganos que se medulan á un tiempo, no corresponden siempre á la misma categoría funcional. Por lo demás, Flechsig insiste sobre la realidad de las leyes de la medulización y achaca las principales objeciones que se le han dirigido á errores de interpretación. Para no citar sino un ejemplo: el *fascículo de Türk*, vía de proyección esfenoidal no saldría, como afirma Dejerine, de las circunvoluciones temporales 2.ª y 3.ª, sino de la primera, representando, por tanto, la vía proyectiva del foco acústico.

Teoría de Monakow. — Las investigaciones anatomo-patológicas de este sabio, ejecutadas de preferencia con el método de Gudden, le han conducido, en concordancia con las experiencias fisiológicas de Hirtzig, Munk, Ferrier, y las anatomo-patológicas de Beevor, Langley, etc., á considerar la corteza dividida en áreas ó centros separados. Todos estos centros (táctil, visual, auditivo y olfativo, así como otros de funciones desconocidas), poseen fibras de proyección, ascendentes y descendentes, con la diferencia de que, en los unos, tales conductores, corticípetos y corticífugos, llegarían hasta la médula, y en los otros se escalonarían en los diversos ganglios del tálamo, mesocéfalo, protuberancia, etc. *Verbi gratia :* el foco visual se enlaza, á favor de fibras centrípetas y centrífugas, con el cuerpo geniculado externo ; el auditivo, con el interno ; el táctil ó sensitivo, con las zonas ventro-laterales del tálamo, etc.

Pero, además de estas zonas corticales, que son, filogenéticamente, las más viejas, existirían otras más jóvenes, propias solamente de los mamíferos. En estas esferas ó campos cerebrales, que corresponden en parte á los centros de asociación de Flechsig, se irradiarían las fibras de otros focos talámicos, así como las nacidas del cerebelo, núcleos grises de la protuberancia, *substantia nigra*, núcleo rojo, etc., cuya significación fisiológica es poco conocida.

Tales focos corticales accesorios ofrecerían también fibras centrífugas y centrípetas, bien que las primeras, motrices en lato sentido, abundarían mucho más en las esferas que Flechsig llama de proyección, y singularmente en la táctil. Pero sobre todas estas fibras, dominan en el cerebro las asociativas, destinadas á enlazar entre sí las diversas provincias cerebrales.

En suma; la doctrina de Monakow, á la que se acomoda esencialmen-

te el parecer de Dejerine, se aproxima en muchos puntos á la de Flechsig, puesto que el neurólogo de Zurich admite más ó menos explícitamente dos órdenes de centros corticales, y afirma que las esferas filogenéticas viejas poseen más fibras de proyección que las nuevas, correspondientes á los focos de asociación. La conciliación entre ambas doctrinas es, pues, posible, sobre todo desde que Flechsig ha reconocido la existencia de fibras proyectivas en sus focos intelectuales y ha despojado á éstas del valor de criterio diferencial (1).

Nuestra conjetura.— En realidad, en el estado actual de la ciencia no es posible formular una teoría definitiva del plan arquitectónico y dinámico del cerebro. Nos faltan todavía muchos datos histológicos precisos de las regiones asociativas ó intelectuales de Flechsig, así como la determinación anatomo-fisiológica de las conexiones corticales de numerosos focos talámicos mesocefálicos y protuberanciales. Cabe, no obstante, aprovechar los materiales positivos, aunque incompletos, que actualmente poseemos, forjando con ellos una síntesis anatomo-dinámica provisoria, especie de conciliación entre los dictámenes de Monakow, Dejerine y Flechsig, en tanto que la experimentación fisiológica, la histología y la investigación anatomo-patológica, acaban de recolectar todos los datos necesarios.

Allí donde los hechos anatomo-fisiológicos exactos no han faltado, hemos recurrido, para llenar algunos vacíos, á las enseñanzas de la psicología; pues como nota acertadamente Vogt, hoy por hoy, son más conocidos los fenómenos de la conciencia que la arquitectónica cerebral, y más eficazmente puede ayudar la ciencia del alma á la del cerebro que la del cerebro á la del alma. Ocioso es decir que no pretendemos dar á nuestras conjeturas el menor carácter dogmático; en la ciencia, las síntesis varían con el incesante acarreo de hechos que no pudieron preveerse; y la nuestra sería muy afortunada si, al ser contrastada con las futuras adquisiciones, lograra salvar algunos de los principios en que estriba.

Nuestra teoría comprende las siguientes proposiciones: 1.ª, categoría por lo menos triple de los centros cerebrales; 2.ª, existencia en todos ellos de fibras de proyección centrífugas; 3.ª, bilateralidad de los focos de percepción y monolateralidad de los conmemorativos primarios y secundarios; 4.ª, mantenimiento de la proyección de los focos sensoriales en los conmemorativos visuales y táctiles; 5.ª postulados fisiológicos y teleológicos, etc.

1.° *Existencia de tres órdenes de centros corticales.*—Que la substan-

(1) En el trabajo de ampliación de su doctrina (*Neurolg. Centralbl.* 1898), hace constar Flechsig que no dió nunca gran importancia, para la diferenciación anatómica de sus dos gerarquías de centros, á las fibras radiantes, habiendo llegado hasta á conjeturar que hasta las asociativas podrían estar provistas de colateral descendente para los focos inferiores.

cia gris cortical contiene esferas de gerarquía dinámica diversa, persuádenlo numerosos hechos y razones, algunos invocados ya por Flechsig, á saber:

a) La ciencia registra infinidad de casos clínicos en los cuales la lesión exclusiva de una esfera de percepción (centro visual, auditivo, táctil, etc.) suprime durante la vida la percepción correspondiente, pero no los recuerdos y las ideas afines.

b) Conócense igualmente casos de lesión de circunvoluciones inmediatas á los centros visual y auditivo, que no produjeron cegueras ni sorderas mentales, sino debilidad de la memoria y paralización de la función del reconocimiento de los objetos. Recuérdese, por ejemplo, los casos relatados por Wilbrand, en los cuales la lesión de las circunvoluciones occipitales externas del hombre se acompañó tan sólo de la perturbación de la memoria visual y de la facultad del reconocimiento. Análogos fenómenos se observan en el perro, según Gómez Ocaña y otros, cuando se extirpa parte del lóbulo parietal.

c) Los tres centros del lenguaje llamados respectivamente: *centro de las imágenes motrices de la articulación* (circunvolución de Broca), *centro de las imágenes auditivas de las palabras* (porción posterior de la primera circunvolución temporal) y *centro de las imágenes visuales de los signos del lenguaje* (pliegue encorvado), no son esferas de percepción, sino de recuerdo y reconocimiento de imágenes. Según es bien sabido, el sujeto que por lesiones de cualquiera de esos centros ha perdido el recuerdo de las representaciones motrices acústicas ó visuales de las palabras, no es sordo, ni ciego, ni paralítico; carece únicamente de la inteligencia de la percepción verbal; las palabras representan para él objetos completamente nuevos que debe aprender como un niño. Esto prueba, pues, que existen focos conmemorativos de tres especies, visual, acústico y sensitivo-motor completamente separados de los centros perceptivos correspondientes.

2.° La investigación histológica viene también en apoyo de esta distinción, pues nos enseña que la corteza de percepción posee una textura específica diversa de la corteza conmemorativa. Esta textura, que según hemos visto varía notablemente en cada esfera perceptiva, muy probablemente varía también en cada esfera conmemorativa. Un indicio de ello hallámoslo en el asta de Ammon, foco conmemorativo secundario de la olfación, cuya estructura difiere, no sólo de la de las regiones perceptivas olfatorias, sino de todas las demás esferas conmemorativas corticales.

3.° La percepción, en tanto que copia del mundo exterior, difiere extraordinariamente del recuerdo simple, no siendo de presumir que un mismo órgano realice dos actos tan disimilares. En efecto, la representación indirecta ó recuerdo no es una copia atenuada de la percepción, sino un acontecimiento mental nuevo (como dice Wund), influído y al-

terado por la voluntad, el estado emocional, las sensaciones é ideas precedentes, etc.; la imagen evocada se nos aparece vaga, fragmentaria, con simplificaciones y lagunas que le prestan un carácter esquemático y sintético, algo semejante á esas fotografías llamadas *compuestas* ó de familias. Además, el recuerdo suele ser un acto voluntario precedido de esfuerzo revelador, entraña carácter menos individual que genérico (copia en realidad una serie cronológica de impresiones del mismo objeto) y va unido á una sensación de intimidad, de consubstanciabilidad con el sujeto (el *yo*) de que carece enteramente la percepción (*no yo* de los filósofos), que se nos presenta siempre como algo fatal, extraño á nosotros é independiente de nuestra volición (fig. 861).

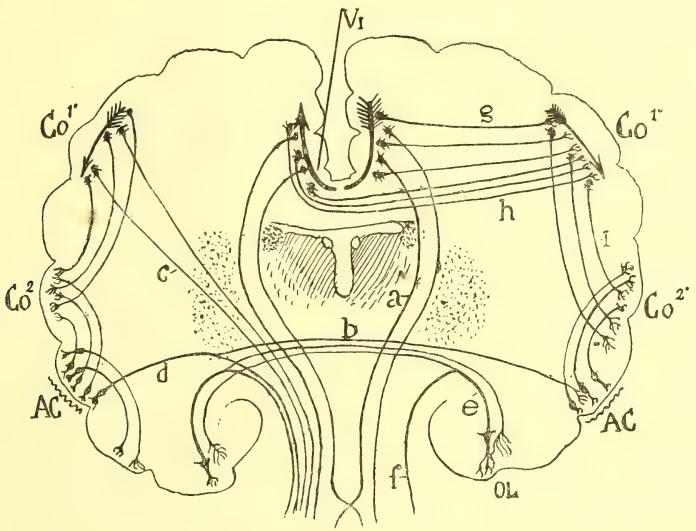


Fig. 861. — Esquema destinado á mostrar los tres órdenes de focos de la corteza cerebral correspondiente á cada sentido.—VI, centro visual perceptivo ; Co^1, centro visual conmemorativo de primer orden ; Co^2, centro conmemorativo de segundo orden, donde se combinan elementos de diversas categorías sensoriales ; AC, foco acústico perceptivo ; OL, centro olfativo perceptivo ; *a*, fibras de proyección del centro perceptivo visual ; *c*, fibras de proyección de la esfera conmemorativa visual ; *b*, comisura anterior.

4.° En fin, *a priori*, parece poco verosímil que la naturaleza, tan fiel cumplidora de la división del trabajo, abandone este principio en el órgano más diferenciado y perfecto, encomendando actividades tan diversas como la percepción y el recuerdo, á una misma pléyade neuronal.

Centros conmemorativos primarios y secundarios. — Los centros conmemorativos son probablemente de dos categorías: *focos primarios*, donde se depositan los resíduos de la percepción de los objetos y donde tiene lugar el reconocimiento de las nuevas imágenes, y verosímilmente también las operaciones intelectuales y volitivas más sencillas (identificación,

diferenciación, deseo, etc.); y *focos secundarios*, donde se depositan los resíduos de resíduos, ó sean las imágenes combinadas, que ya no son copia meramente simplificada de un objeto exterior, sino síntesis de elementos pertenecientes á diversas imágenes conmemorativas primarias. Estas nuevas representaciones, correspondientes á las ideas de los filósofos, han perdido casi enteramente su carácter proyectivo y espacial, presentándosenos, por esto mismo, como desasidas de la realidad exterior y como si fueran el producto puro de la actividad del *yo*. Dentro de tales centros, ó acaso en otros de carácter aún más elevado (centros conmemorativos terciarios?) se depositaría también el fruto de la imaginación constructiva científica y las creaciones de la fantasía literaria, es decir, todas esas formaciones ideales complejas y sistemáticas edificadas á impulso de la reflexión, del estudio y de la experiencia (fig. 861, Co^2).

Las razones que sugieren esta dualidad de esferas conmemorativas son :

1.ª Se conocen diversos hechos de observación anatómica y clínica, que implican diferencias y categorías dinámicas en las esferas de asociación de Flechsig. Por ejemplo, este sabio hace notar que cada esfera intelectual ó asociativa comprende áreas de valor anatómico diferente : las *intermediarias*, situadas en la proximidad de los focos de percepción y cuyo desarrollo se efectúa relativamente pronto ; y las *esferas terminales*, las más atrasadas de todas y propias no más del hombre y primates. Las primeras podrían corresponder muy bien á los focos conmemorativos primarios, y las segundas, de evolución tardía, á los secundarios.

2.ª Dejerine menciona casos de afasia en los cuales los centros del lenguaje (focos conmemorativos de primer orden) han sido destruídos sin que por ello hayan sido abolidas las ideas. Obligado el enfermo á pensar, piensa, no con imágenes de palabras, sino con ideas complejas, diferentemente de lo que sucede con los afásicos por lesión de conductores subcorticales ó asociativos, que piensan con los símbolos del lenguaje. Esto prueba que las ideas residen en lugares cerebrales diferentes que los centros conmemorativos simples verbales.

3.ª Nuestros estudios anatómicos sobre los centros olfativos (roedores y carniceros), prueban que la esfera cerebral destinada á la recepción de las impresiones odoríferas es triple, resolviéndose en los siguientes centros escalonados desde la periferia al centro : 1.º, *corteza esfenoidal inferior* ó centro olfativo de percepción (recibe fibras de la raíz externa olfativa) ; 2.º, *corteza esfenoidal superior* y presubículo (recibe fibras olfativas nacidas del foco de percepción) ; 3.º, *asta de Ammon y fascia dentata* (recibe fibras de la corteza esfenoidal superior). Con arreglo á la teoría de Flechsig, estas dos últimas categorías corticales representan centros de asociación ; mas no son en un todo asimilables, toda vez que la corteza esfenoidal superior absorbe las excitaciones odoríferas, después

de pasar por un solo centro cortical; mientras que el asta de Ammon las recolecta, después de sufrir la acción de dos centros grises escalonados. Ahora bien ; estas dos esferas olfativas superiores, ¿no es lógico pensar que representan, respectivamente, los centros conmemorativos odoríferos, primarios y secundarios? Y semejante disposición, ¿no podría constituir quizá la clave de la organización del resto de la corteza?

c) En fin, puesto que existen centros para la percepción ó imagen inmediata, y para la representación de esta percepción, natural es suponerlos también, de acuerdo con el principio de la división del trabajo, para las ideas ó representaciones sensoriales combinadas.

Los focos conmemorativos primarios ó de las imágenes concretas, residen en la vecindad de los de percepción.—Esta aserción resulta probable por las reflexiones siguientes :

a) Los centros conmemorativos hasta hoy conocidos en el hombre (centro motor del lenguaje articulado, centro de las imágenes visuales de las palabras, centro de las imágenes auditivas de éstas), residen en la proximidad del centro sensorial correspondiente.

b) Diversos autores han localizado, en virtud de observaciones clínicas, el centro de los recuerdos visuales en la corteza occipital externa, es decir, en la inmediación del centro perceptivo visual.

c) En la esfera olfativa, según dejamos consignado, el foco verosímilmente conmemorativo primario ó corteza esfenoidal superior, yace cerca y á continuación del centro perceptivo.

Los centros perceptivos son simétricos y bilaterales, mientras que los conmemorativos primarios y secundarios son monolaterales (1).—Cuantos centros conmemorativos se conocen (el de las imágenes motrices de las palabras, el de la ceguera verbal, el de la agrafia, el de la sordera verbal, etc.), son monolaterales, residiendo, en los individuos derechos, en el hemisferio izquierdo, y en los zurdos en el derecho. Como los tres citados focos corresponden á tres categorías sensoriales muy diversas, cuales son, las táctiles, las visuales y las acústicas, es sumamente probable que ocurra lo mismo con todas las demás. En efecto, muy extraño sería que la imagen visual y auditiva de una letra ó de una palabra, resida íntegramente en un hemisferio y la imagen de un sonido musical ó de una figura geométrica, radique en áreas simétricas de ambos cerebros. Así que tenemos por muy aceptable que los centros conmemorativos de un lado, aun cuando homólogos con los del opuesto en cuanto á la función general desempeñada, no albergan las mismas representaciones. De este modo, la proyección visual, por ejemplo, repartida como percepción en

(1) Este postulado implicado en los resultados de las investigaciones clínicas, ha sido aceptado recientemente por Tanzi, quien le ha aplicado muy ingeniosamente á la explicación de las alucinaciones. Véase *E. Tanzi.* Una teoría dell'allucinazione. *Riv. di patol. nerv. e mentale.* Vol. VI, fasc. 12. Dic. 1901.

ambos hemisferios (las dos fisuras calcarinas), se polariza ó monolateraliza al transformarse en recuerdo, aminorando su carácter proyectivo y espacial, que se pierde enteramente en los territorios de las ideas ó imágenes combinadas. Semejante disposición aporta dos ventajas económicas : aumento de la capacidad cerebral, toda vez que cada hemisferio conserva recuerdos diferentes ; y reunión en territorios próximos de un lado de aquellas adquisiciones de orden sensorial diferente (visuales, acústicas, táctiles, etc.), que, por referirse á un mismo objeto exterior, deben ser asociados continuamente en la palabra y el pensamiento, y exigen, por consecuencia, vías de enlace breves y vigorosas.

Necesidad del cuerpo calloso.—La proposición precedente justifica, en nuestro sentir, la existencia del cuerpo calloso. En efecto, siendo bilateral el asiento de la imagen perceptiva y monolateral el área donde se conservan los resíduos íntegros de la misma, resulta de toda necesidad la presencia de dos especies de fibras de asociación ó al menos de dos órdenes de colaterales : *asociativas directas*, que conduzcan la mitad homolateral de la imagen al foco representativo ; y *asociativas comisurales ó callosas* que transmitan á este mismo centro la parte de imagen proyectada en el foco perceptor del otro hemisferio. En la fig. 861, VI y Co^1, donde dibujamos esquemáticamente las dos imágenes, directa ó perceptiva é indirecta ó conmemorativa, creemos justificar la comisura callosa y el haz perceptivo-conmemorativo homolateral.

Por lo demás, la presencia de fibras callosas en los focos de percepción, es un hecho de observación positiva. Sobre que los anatomo-patólogos han comprobado muchas veces degeneraciones del rodete del cuerpo calloso del hombre, consecutivas á lesiones de la fisura calcarina y áreas vecinas, nosotros hemos tenido ocasión de sorprender la salida de fibras callosas (ratón, conejo) en dos centros de proyección : el visual y el sensitivo-motor (fig. 863, A). En cuanto á los centros olfativos de percepción (corteza esfenoidal, etc.), poseen, según es notorio, una robusta comisura : la comisura anterior (1).

Aunque carecemos de datos sobre los lugares ocupados por las imágenes secundarias, de presumir es que sean también monolaterales. Mas formándose éstas de elementos conmemorativos primarios esparcidos por toda la corteza, parece asimismo muy probable que las áreas cerebrales que las contienen, mantengan relaciones con todos los focos conmemorativos secundarios de ambos lados, á beneficio, tanto de fibras asociativas

(1) Puesto que los centros conmemorativos primarios principales parecen residir en el cerebro izquierdo, es de presumir que la diferenciación mnemónica é ideográfica, se inicie por dicho hemisferio, pasando más adelante al derecho, donde podrían subsistir, durante la juventud, reservas territoriales destinadas á ulteriores adquisiciones. En los zurdos la diferenciación de las esferas conmemorativas marcharía al revés.

homolaterales como contralaterales ó callosas. El carácter todavía hipotético de estos focos, nos obliga á no entrar aquí en otras consideraciones.

Los focos conmemorativos, así como los perceptivos, poseen fibras de proyección. — Este es un hecho demostrado por las investigaciones concordantes de la clínica, de la experimentación patológica y de la anatomía normal, y afirmado modernamente hasta por el mismo Flechsig, bien que con la salvedad de que el caudal de dichos conductores es grande en los núcleos de percepción y exíguo en los de asociación (fig. 861, *c*).

Por nuestra parte, podemos añadir á las observaciones concordantes de Dejerine, Monakow, Siemerling, Vogt, etc., realizadas en el hombre y mamíferos girencéfalos, estas dos, recaídas en los roedores.

1.° En el conejo, cavia y ratón, todas las regiones corticales sin excepción, emiten fibras descendentes que atraviesan el cuerpo estriado y llegan hasta la médula ó se detienen en los focos talámicos, meso-cefálicos, pontales, etc. En algunos casos, tales fibras de proyección, según dijimos anteriormente, representan ramas de bifurcación de tubos asociativos.

2.° Hasta las esferas cerebrales evidentemente asociativas ó conmemorativas (en el sentido de no recibir fibras sensoriales directas) cuales son: la corteza interhemisférica y el asta de Ammon, ofrecen vías motrices (*fornix longus* de Forel, y *columnas anteriores* del fornix).

Las fibras de proyección son de tres especies: 1.ª, *descendentes motrices*, es decir, destinadas á los núcleos motores de la médula ó á focos motores intermediarios del tálamo, cerebro medio, bulbo, etc.; 2.ª, *descendentes sensoriales* (fig. 862, *a*), terminadas en los focos sensoriales talámicos (centro sensitivo, olfativo, cuerpos geniculados interno y externo, etcétera); 3.ª, *ascendentes sensoriales* ó fibras talamo-corticales que enlazan los centros sensoriales del tálamo y cerebro medio con la corteza cerebral (fig. 862, *b*).

Diferencias de los focos perceptivos y conmemorativos con relación á sus fibras radiantes ó proyectivas. — Es muy posible que ambas categorías de centros posean fibras aferentes y eferentes específicas; pero en el estado actual de la ciencia, la característica anatómica segura versa únicamente sobre las fibras aferentes ó ascendentes.

En efecto, según creemos haber probado nosotros en los roedores (1), la diferencia estriba en que los focos perceptivos ó de proyección reciben fibras sensoriales nacidas en las estaciones talámicas de igual categoría; mientras que los de asociación ó conmemorativos carecen de ellas, siendo reemplazadas por conductores senso-conmemorativos, es decir, brotados de los centros de percepción (fig. 861, *g*, *h*).

Como verosímiles, mas no probadas, reputamos estas proposiciones referentes á las fibras de proyección descendente: *a*) Los focos de per-

(1) *S. R. Cajal*: La corteza motriz. *Rev. trim. micrógr.*, tomo IV, 1899.

cepción se enlazan con los centros sensoriales talámicos, mediante conductores sensoriales descendentes (fibras de la atención expectante, como las hemos calificado en otro lugar). Tales conexiones faltarían en los centros conmemorativos. *b)* Habría dos clases de fibras motrices; las *largas ó directas* (vía piramidal y similares), destinadas á unir los focos corticales perceptivos con los focos motores periféricos (acaso por intermedio de alguna neurona funicular, medular ó bulbar); y las *cortas é indirectas*, brotadas de los centros conmemorativos y terminadas en los gan-

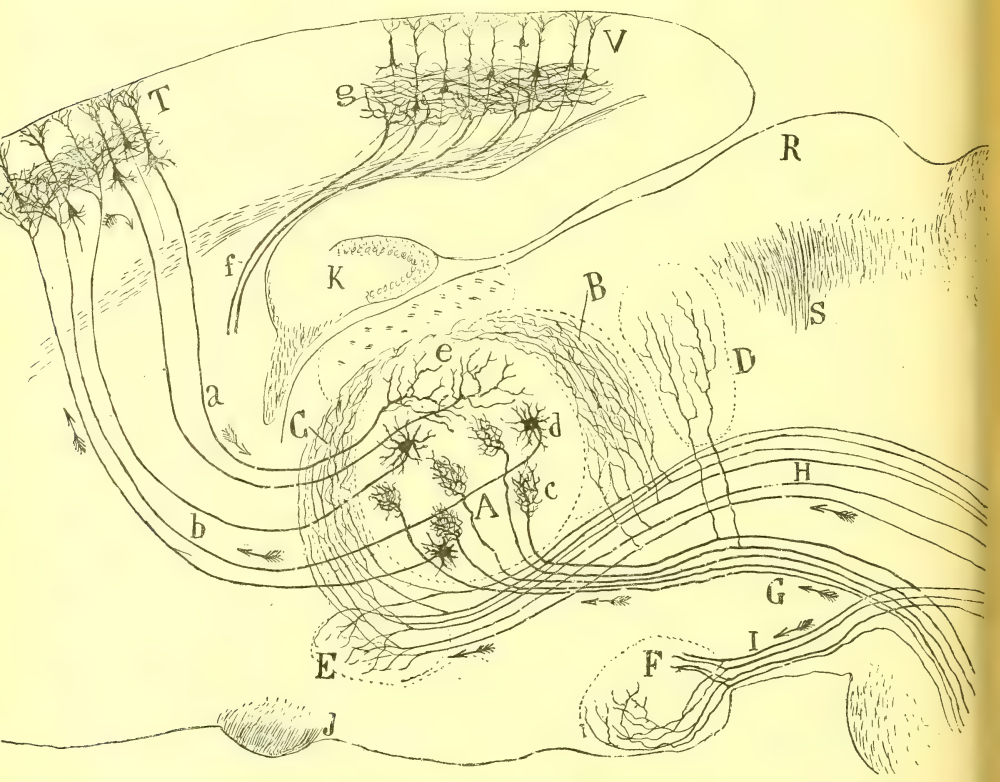


Fig. 862.— Esquema de las vías aferentes y eferentes del centro sensitivo motor del cerebro.—T, foco sensitivo-motor; A, núcleo sensitivo talámico; *a*, fibras cortico-talámicas; *b*, fibras talámico-corticales ó sensitivas; V, foco visual.

glios motores intermediarios del tálamo, cerebro medio y protuberancia, cuyas neuronas transmitirían en definitiva el impulso cerebral á los núcleos motores periféricos. Las primeras vías cortico-motrices tendrían carácter reflejo; las segundas representarían los caminos del movimiento voluntario y de los fenómenos emocionales; serían, en fin, el brazo de nuestras ideas y de nuestras voliciones deliberadas.

Entre ambas clases de vías motrices, existirían transiciones, es decir, que algunas fibras motrices, directas ó largas, emitirían también colate-

rales para los focos motores hipotalámicos y protuberanciales. Semejantes conductores mixtos, sumamente desarrollados en los roedores y mucho menos en el hombre (recuérdese el establecimiento en éste de vías córtico-protuberanciales individuales, distintas de la vía colateral pontal de los roedores, etc.), vendría á ser la primera fase de la diferenciación anatómica y funcional de las vías motrices corticales.

Como ejemplos de estas dos especies de vías motrices citaremos : la *vía piramidal* nacida de la corteza sensorial táctil ; y las *columnas anteriores del fornix*, corriente proyectiva del asta de Ammon (centro conmemorativo secundario), cuyas fibras se enlazan con diversos focos inferiores (*septum lucidum*, pequeño núcleo de la estría talámica, cuerpos mamilares, etc., etc.).

Vías asociativas sensorio-conmemorativas é interconmemorativas. — Entre los centros de percepción ó sensación y los asociativos ó conmemorativos, ha supuesto Flechsig dos clases de fibras asociativas : las centrípetas y centrífugas. Merced á las primeras, de que ya hemos hablado en párrafos anteriores (fig. 861, *g*, *h*), los resíduos visuales, auditivos, serían transmitidos desde los centros de percepción á los conmemorativos ; á favor de las segundas las esferas intelectuales serían capaces de obrar, excitando, atendiendo ó inhibiendo la actividad de las esferas perceptoras.

Tanzi, que acepta la existencia de ambas clases de conductores, explica por la existencia de las segundas, ó fibras mnemoperceptivas, los fenómenos alucinatorios (1). Si las alucinaciones resultasen de la actividad morbosa de los centros perceptivos (por ejemplo, del centro visual), la imagen proyectada sería hemianópsica en la inmensa mayoría de los casos, pues no es de presumir que el excitante químico (toxinas en las fiebres infecciosas, alcohol en el alcoholismo), obrara á la vez y de un modo simétrico en ambos hemisferios. La representación exteriorizada sufriría una especie de regresión, corriéndose por las fibras mnemoperceptivas al centro perceptivo (visual, auditivo, etc.), y reproduciéndose nuevamente la sensación con sus dos atributos esenciales : la proyección ó exteriorización y la creencia, en esta ocasión ilusoria, de ser causada por un objeto actual situado fuera de nosotros.

En nuestro sentir, del mismo modo podría explicarse la alucinación de los ensueños, cuyas imágenes tienen todo el relieve, energía y colorido de la percepción (2).

(1) *Tanzi* : Una teoria dell allucinazione. *Riv. di Patol. ner. e mentale*, vol. VI, fasc. 12, 1901.

(2) Experiencias hipnóticas y auto-observaciones, en cuyo detalle no podemos entrar aquí, nos han persuadido de que en los ensueños (descargas de los centros conmemorativos secundarios y terciarios no fatigados por el trabajo del día), las representaciones visuales poseen un perfecto relieve y un color exacto, aunque algo pálido, por comparación, con la sensación. El que sueña, cualquiera que sea su posición, percibe los objetos en el espacio como si estuviera despierto, es decir, en la prolon-

Pero, además de estas vías perceptivo-conmemorativas, las leyes de la asociación psicológica nos obligan á admitir la existencia de fibras de unión entre los diversos centros conmemorativos. Estas fibras deben ser de dos categorías: *a*) *conductores interconmemorativos secundarios*, destinados á la asociación de las ideas ó representaciones combinadas; *b*) *conductores inter-mnemónicos primario-secundarios*, que sirven para enlazar las esferas conmemorativas primarias con las ideales ó secundarias. Ambos sistemas asociativos contendrían tubos homolaterales y contralaterales.

Las hipótesis precedentes, que parecen implicar la ocupación total de la corteza por centros perceptivos ó conmemorativos de gerarquía diversa, sugieren esta importante cuestión. Además de dichas esferas, ¿no poseería también el cerebro humano centros intelectuales, esferas superiores donde se reflejaría la conciencia del *yo* y donde residirían la suprema facultad crítica y la actividad de la atención y asociación? Difícil es contestar á esta pregunta, y más difícil aún no caer en conjeturas arriesgadas, condenadas indefectiblemente á rectificación y abandono. Y, sin embargo, al meditar sobre tan profundo arcano, no somos dueños de reprimir este pensamiento. En nuestro sentir, pretender localizar la conciencia del *yo*, así como la actividad intelectual, la volición, etc., en órganos especiales, es perseguir una quimera. La operación intelectual no es el fruto de la actividad de un centro privilegiado, sino el resultado de la acción combinada de un gran número de esferas conmemorativas primarias y secundarias. Estimada en su faz puramente orgánica, la reacción intelectiva consiste en la creación de una conexión dinámica entre dos imágenes poco ó nada relacionadas; mientras que mirada por su faz subjetiva, se traduce por la creencia (formulada ó no por símbolos del lenguaje), de que el nexo dinámico establecido en el cerebro, corresponde positivamente á una relación de sucesión, de coexistencia ó de inherencia entre dos ó más fenómenos del mundo exterior. La atención, así como el sentimiento y la conciencia, representan procesos dinámicos colaterales, y en cierto modo accesorios, de la citada relación, puesto que tanto en los

gación de los ejes visuales; indicio claro de que entran en juego, por una suerte de acción retrógrada, los centros perceptivos, aun cuando la construcción imaginativa se verifique en las esferas conmemorativas. Si en vez de las dos clases de conductores mencionados, se admiten solamente los centrípetos ó sensorio-conmemorativos, el proceso alucinatorio, conforme también insinúa Tanzi, se explicaría en este caso suponiendo la inversión de la ley de la polarización dinámica. Por lo demás, en el ensueño, el fenómeno alucinatorio no resultaría de una excitación química por causa exterior, sino de la mera sobrecarga de energía de todos aquellos territorios ideográficos asociados á favor de vías antiguamente desarrolladas, y por tanto, muy robustas, territorios que permanecieron mucho tiempo inactivos. Por esta razón, rara vez dan pábulo al ensueño los acontecimientos y preocupaciones de la labor diaria, en tanto que son frecuentísimas las evocaciones de escenas y emociones de la niñez y adolescencia, localizadas en centros no fatigados por lo desusado de la recordación. Cuanto á la incongruencia del ensueño, resultaría del hecho mismo de no participar en la formación de la síntesis plástica ó imaginativa, los focos conmemorativos fatigados, y señaladamente los que colaboran en la labor crítica.

animales como en el hombre, se dan numerosas reacciones reflejas, perfectamente congruentes y dirigidas á un fin, y no acompañadas de tales epifenómenos.

Con lo cual no pretendemos identificar el acto reflejo ni el instinto con el proceso intelectual. Aquellos representan reacciones constantes, generalmente inmediatas, cuyo cumplimiento no exige esfuerzos volitivos de acomodación; en tanto que los procesos intelectuales representan reacciones mediatas, casi específicas para cada persona, y acompañadas de la conciencia de un esfuerzo, de algo así como la sensación de una actividad motriz destinada á anudar y seriar cadenas de neuronas débilmente asociadas.

El carácter consciente ó inconsciente de la actividad cerebral acaso dependa, como quieren algunos, del mayor ó menor gasto de fuerza viva que requiere la circulación de la onda nerviosa á través de las series neuronales, según que las vías son amplias y trilladas, ó imperfectas y poco cursadas.

Concepto de la organización cerebral en los mamíferos girencéfalos y vertebrados inferiores.—Las investigaciones de Edinger, de mi hermano y nuestras, demuestran que en los pequeños mamíferos, así como en las aves, reptiles y batracios, existen muy verosímilmente, al lado de focos perceptivos, otros derivados que corresponden probablemente á los conmemorativos humanos. Estas esferas accesorias pertenecen, en los batracios y reptiles, casi exclusivamente al sistema olfatorio; pero en las aves y mamíferos, cuyo cerebro posee ya núcleos perceptivos visuales y acústicos, abarcan quizás los cuatro sentidos principales. El desarrollo notable del asta de Ammon y de otros focos subordinados de la esfera olfativa en los mamíferos girencéfalos, hace también verosímil la opinión de que, por lo menos en uno ó dos órdenes sensoriales (olfativo y acaso visual), los centros conmemorativos secundarios han hecho ya su aparición, aunque reducidos á proporciones restringidas. Las fibras por las cuales se propagarían los resíduos sensoriales desde los centros perceptivos á los conmemorativos, son verosímilmente colaterales largas ó ramas de bifurcación de axones proyectivos. En la fig. 863, F, G, mostramos esquemáticamente esta disposición para dos centros conmemorativos hipotéticos de los roedores (visual y olfativo).

En consecuencia, la doctrina de Flechsig por la cual se priva á los mamíferos girencéfalos y vertebrados inferiores de centros de asociación, nos parece inadmisible. A nuestro juicio, la evolución de los centros sensoriales del cerebro en la escala animal no se da en toda la corteza por escalones ó etapas paralelas, sino por avances continuos, pero desiguales, de aquellas esferas sensoriales cuya actividad es la más conveniente para la satisfacción de las necesidades de la lucha por la vida. Con lo cual queremos decir que en aquellos animales cuyo sentido dominante es, por ejemplo, el olfativo, el cerebro compite si no supera al del hombre en organización, mostrando las mismas especies gerárquicas

de focos odoríferos que en éste; aunque, por lo que toca á otras especialidades sensoriales resulte muy inferior, quedando reducido á los focos perceptores y á algunas pocas y exíguas áreas conmemorativas primarias.

Postulados fisiológicos implicados por la organización de los centros y vías cerebrales.—En nuestro estudio de la forma de la proyección visiva mental y de los entrecruzamientos del nervio óptico y otras vías (1), hemos tratado de demostrar la incomprensibilidad, bajo el aspecto utilitario, del plan arquitectónico del cerebro, si no damos por sentado que la naturaleza, al organizar los centros psíquicos, ha obedecido á estos principios: unidad de percepción; proyección congruente y continua en la corteza de las superficies periféricas, retiniana y táctil; ahorro de espacio y protoplasma conductor.

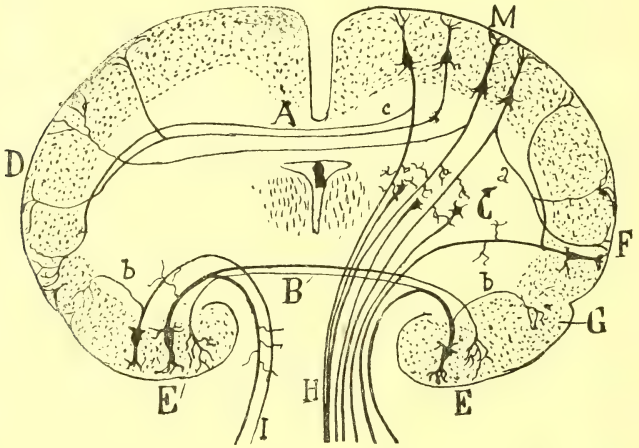


Fig. 863.—Esquema de las fibras de proyección y asociación del cerebro de un roedor. — A, cuerpo calloso; B, comisura anterior; C, cuerpo estriado; D, centro visual conmemorativo; M, foco perceptivo visual; E, núcleo olfativo de percepción; G, esfera olfativa conmemorativa.

Unidad de percepción espacial y tonal. — Examinando la forma de la proyección retiniana en el cerebro, según resulta de las investigaciones de los clínicos y de las disposiciones bien conocidas del quiasma óptico, se echa de ver que las radiaciones nacidas en puntos idénticos de ambas retinas, convergen en el cerebro en un sólo grupo de pirámides isodinámicas (véase la fig. 571, R, *v*).

La unidad de la retina cerebral parece no tener otro objeto que sustituir la dualidad de impresión periférica por la unidad de percepción central. Tan es así, que desde el momento en que se desvían los ejes oculares de la posición de convergencia, la sensación visual se duplica, á

(1) *S. R. Cajal*: Estructura del quiasma óptico y teoría general de los entrecruzamientos de las vías nerviosas. *Rev. trim. microgr.*, tomo III, 1898.

causa de que los puntos idénticos retinianos corresponden ahora, no á una, sino á dos pléyades de pirámides isodinámicas.

Más sencillamente se consigue la unidad de percepción en la esfera sensitiva cerebral. Puesto que cada mitad de la superficie impresionante táctil (y de sensibilidad de los músculos, tendones, etc.), mira á un lado del espacio, y las vías centrales con ella relacionadas son exclusivamente contralaterales, la unidad de percepción resultará de que todo conductor aferente sensitivo aporta un signo espacial específico y se halla en relación constante con un sólo grupo isodinámico de pirámides.

En los centros no espaciales, como el acústico y el olfativo, la naturaleza no ha tenido necesidad de someterse, para obtener la unidad de sensación, á la citada exigencia. Siendo las sensaciones acústicas y olfativas meramente cualitativas ó tonales, importaba poco que la impresión de una misma ondulación tuviera lugar en ambos hemisferios. Hasta en el aparato visual se hace imposible la duplicación de percepciones cuando se despoja á la impresión periférica, por un artificio cualquiera, de su carácter analítico y espacial (1).

Anatómicamente la unidad de impresión acústica y olfativa, podría comprenderse, no obstante la proyección en ambos hemisferios de la misma impresión cualitativa, suponiendo que la pléyade isodinámica está repartida en los dos cerebros, y que toda fibra sensorial aferente se bifurca suministrando: una rama directa destinada á la mitad homolateral de dicha pléyade, y otra cruzada (comisura anterior, etc.), consagrada á la mitad contralateral (2).

Este concepto nos explica una propiedad muy interesante de la comisura anterior, á saber: que esta vía transversal reune áreas homodinámicas de ambas esferas olfativas, á diferencia del cuerpo calloso, que junta, según hemos consignado y aparece en la fig. 863, A, áreas heterodinámicas de los dos hemisferios. Por donde se infiere que dichas comisuras no son homólogas, toda vez que el cuerpo calloso contiene muy

(1) Por ejemplo, si miramos al cielo azul desviando los ejes oculares no habrá dualidad perceptiva porque habremos suprimido la línea y las sombras que nos dan el valor espacial, quedando solamente la cualidad ó tono igual para ambos ojos (mancha azul uniforme).

(2) Discurrimos aquí en la suposición de que, conforme parece resultar de las experiencias de los fisiólogos y de los hechos clínicos, los dos centros perceptivos acústicos y olfativos posean exactamente el mismo valor fisiológico. Es claro que si, por el contrario, se probara que en cada hemisferio se terminan fibras sensoriales cualitativamente diferentes, habría necesidad de imaginar una especie de quiasma con fibras cruzadas y directas, mediante las cuales cada grupo isodinámico monolateral entrara en conexión con las células receptoras equivalentes de los dos caracoles y de ambas fosas olfativas. Esta conjetura nos parece mucho menos probable que la anterior, la cual se apoya, por lo menos en lo relativo al aparato olfativo, en hechos anatómicos bien observados.

principalmente conductores cruzados de sentidos espaciales (vista y tacto), mientras que la comisura anterior encierra fibras cruzadas de los sentidos meramente cualitativos (oído y olfato).

Dedúcese de lo expuesto, que la naturaleza, para el logro de la unidad de percepción, procede diversamente, según que la impresición periférica posea carácter espacial ó meramente cualitativo. En el primer caso, cada fibra sensorial conductora de un signo espacial peculiar, se termina en un sólo lado del cerebro; en el segundo, las fibras bilaterales conductoras de la misma cualidad, se terminan en los dos hemisferios, con lo que además de acrecerse la intensidad perceptiva, lógrase establecer más cómoda y económicamente vías asociativas entre los centros acústicos y las esferas conmemorativas visuales.

Simetría concéntrica.—Este principio, implicado por los resultados de los estudios fisiológicos y clínicos sobre la situación relativa de las esferas perceptivas de la corteza, puede enunciarse así : las superficies sensibles periféricas de significación espacial (retina y piel), proyéctanse congruentemente en los centros perceptivos del cerebro, de tal modo que cada hemisferio simboliza á la vez una mitad lateral del espacio y de la superficie impresionante. Mas por virtud del cruce de los nervios ópticos y de la decusación adaptativa de las vías centrales táctiles y acústicas, el hemisferio derecho representa el espacio izquierdo y al revés.

Semejante disposición entraña un postulado, ya enunciado en otro capítulo, á saber : que la correcta percepción del espacio visivo y táctil exigen una proyección cerebral, continua y regular (es decir, con mantenimiento de las mismas relaciones de espacio) de la superficie sensible periférica. Por consiguiente, la destrucción central ó periférica de un grupo isodinámico de neuronas, así como el desarreglo ó transtrueque de las mismas, produciría necesaria y respectivamente un vacío perceptivo y un desorden de referencia espacial. (Recuérdense los casos de escotoma citados por Wilbrand y Henschen, y consecutivos á lesiones parciales de la fisura calcarina y vías aferentes visivas).

Pero no es esto sólo. Es preciso admitir que idéntico arreglo proyectivo, con subsistencia del signo espacial de los correspondientes grupos isodinámicos, existe también en los focos conmemorativos visuales y táctiles, ya que los recuerdos ópticos y sensitivos se nos presentan como imágenes congruentes y extensas dibujadas sobre el espacio y á menudo exteriorizables (ensueños, alucinaciones) (1).

(1) Los ciegos de muchos años, en quienes tanto la retina como los centros perceptivos están más ó menos desorganizados por desuso, son capaces de ensueños y alucinaciones visuales perfectamente congruentes y proyectables en el espacio, lo que no ocurriría si necesariamente el carácter espacial y proyectivo de los recuerdos dependiese de la colaboración de las esferas perceptivas. Ocioso es decir que tales ensueños se refieren siempre á las adquisiciones de la época de sanidad visual del ciego.

Ahorro de espacio y protoplasma.—Por este principio se justifican numerosas disposiciones anatómicas, á saber: la posición periférica de la substancia gris; la plegadura de la misma (ahorro de espacio y de trayecto de fibras nerviosas); la proximidad de los focos que tienen entre sí poderosas é íntimas relaciones dinámicas (recuérdese, v. gr., la vecindad de los tres centros del lenguaje); el establecimiento de las comisuras en los puntos de más corta distancia transversal; la inmediación de los focos conmemorativos primarios á los perceptivos, etc. Por economía de conductores se entrecruzaron las vías sensitivas y acústicas, una vez creada la decusación fundamental del nervio óptico, pues sobre ser necesaria la concordancia homolateral de los signos espaciales de las percepciones visuales, táctiles, musculares y tendinosas, la reunión en parajes inmediatos de un mismo hemisferio de todos los focos correspondientes á un mismo lado del espacio, economiza protoplasma y trayecto supérfluo en las vías asociativas.

CONJETURAS HISTOLÓGICAS SOBRE EL MECANISMO DEL SUEÑO, ASOCIACIÓN, FATIGA, MEMORIA, OLVIDO, ADAPTACIÓN FUNCIONAL, COMPENSACIÓN, ETC.—Dejamos consignado ya que una doctrina topo-fisiológica del cerebro por excelente que sea, si es susceptible de allegar datos importantes para el diagnóstico y tratamiento de las enfermedades nerviosas, nos deja en la obscuridad más completa respecto del conocimiento del mecanismo íntimo de los actos mentales. La determinación de la serie de procesos moleculares de que las neuronas son asiento durante la actividad intelectual, exige como cuestión previa una histología cabal y completa de los focos y vías cerebrales, así como ideas precisas sobre esos cambios de conexión ó conmutaciones extremadamente complejas que deben preceder á cada variación dinámica, asociativa, emocional ó motriz. Así y todo, no alcanzaremos aún la explicación mecánica de las operaciones mentales, si la fisiología, ahondando en el análisis del metabolismo nutritivo de las células, no nos revela cuál es la naturaleza de la onda nerviosa, las transformaciones energéticas sobrevenidas durante la génesis y propagación de ésta, así como durante la producción de los fenómenos concomitantes de la percepción y de la idea, á saber: la emoción, la conciencia y la volición.

Este ideal está todavía muy lejano. Pero entre tanto la química, la histología y la fisiología citológica adelantan lentamente hacia él, no estará de más dar á conocer las conjeturas histológicas que, para la compresión de algunos procesos psíquicos y fisiológicos relativamente simples, se han imaginado en estos últimos años.

Hipótesis de Duval. — Ya hace muchos años que Rabl-Ruckhard (1) sugirió la conjetura de que algunos actos psíquicos pudieran hallar expli-

(1) *Rabl-Ruckhard*: Sind die Ganglienzellen amöboid? etc. *Neurol. Centralbl.*, número 7, 1890.

cación mecánica en el amiboidismo continuo de las células nerviosas; pero como este autor partía de la hipótesis de las redes nerviosas intersticiales de la substancia gris, que todo el mundo imaginaba como una reja sólida y estable, su concepción no halló ningún eco. Es preciso reconocer que sólo Duval ha tenido el mérito de apoyar dicha hipótesis en hechos anatómicos exactos, aplicándola, con la precisión de concepto y de lenguaje que son propios del histólogo de París, al esclarecimiento de los fenómenos de vigilia, sueño, parálisis histérica, somnambulismo, etcétera.

Según Duval (1), «en el hombre que duerme, las ramificaciones cerebrales de las neuronas sensitivas cerebrales, están retraídas como los pseudopodos de un leucocito anestesiado. Las excitaciones débiles producidas en los nervios sensitivos, provocan en el hombre dormido reacciones reflejas, pero no alcanzan á la corteza cerebral; excitaciones más fuertes causan el estiramiento ó relajación de las ramificaciones cerebrales de la neurona sensitiva; de donde el paso de la corriente hasta los elementos corticales y, por consecuencia, el despertar, cuyas fases sucesivas traducen bastante bien el restablecimiento de una serie de articulaciones precedentemente interrumpidas por retracción y alejamiento de las ramificaciones pseudopódicas (2). Explicaríanse de igual manera las anestesias y las parálisis histéricas, así como el aumento de energía de la imaginación, de la memoria, de la asociación de ideas, bajo la influencia de diversos agentes, como el té y el café, que podrían excitar el amiboidismo de la extremidades nerviosas en contigüidad, para aproximar sus ramificaciones y facilitar el paso de las corrientes».

En apoyo de su hipótesis, invoca Duval:

1.° La morfología de las neuronas, cuyas arborizaciones nerviosas terminales se ponen en contacto, según resulta de nuestros trabajos, con el cuerpo y dendritas de otras neuronas.

2.° Las investigaciones de Wiedersheim (3) sobre los movimientos amiboides de ciertas células nerviosas de la *Leptodora hyalina*.

3.° Las observaciones de Pergens, demostrativas de que la porción protoplásmica de los conos de la retina de los peces, se contraen y acortan bajo la influencia de la luz, retracción que ocurriría también en las expansiones protoplásmicas de las neuronas de la capa ganglionar.

(1) *M. Duval*: Hypothéses sur la physiologie des Centres nerveux; theorie histologique des sommeil. *C. R. de la Soc. de biol.* 2 febrero 1895.

Véase sobre todo: Les neurones, l'amiböidisme nerveux et la theorie histologique du sommeil. *Revue de l'École d'Anthropologie* de París. Tomo X, fasc. II, 1900.

(2) También Lepine, independientemente de Duval, llegó á una concepción análoga. Consultése: Theorie mecanique de la paralysie, hysterique du somnambulismo, du sommeil naturel et de la distraction. *Société de biol.*, 1895.

(3) *Wiedersheim: Anat. Anzeiger.* D. 1890.

4.° El descubrimiento, debido á Ranvier, de movimientos en las pestañas terminales de las células olfativas de la rana.

5.° Las experiencias de morfinización, eterización y cloroformización de los animales, efectuadas por Demoor (1), que parecen probar la retracción y desaparición, durante el sueño patológico, de las espinas de las dendritas y el encogimiento de éstas.

6.° Las conclusiones de Stephanowska (2) quien consecutivamente á numerosas experiencias de electrización del cerebro, electro-locución, inhalación de vapores de éter, cloroformo, gas del alumbrado, etc., en los ratones y cobayas, ha visto las espinas ó apéndices piriformes de las dendritas, retraerse, desaparecer y formarse en estas numerosas varicosidades. Como para Stephanowska, el contacto de las neuronas se efectuaría entre ramificaciones nerviosas y las citadas espinas ; en cuanto éstas desaparecen, suspéndese el paso de las corrientes y sobreviene el sueño y el reposo.

7.° Los trabajos de Manouelian, efectuados en el mismo laboratorio de Duval, los cuales atestiguan que los ratones sometidos á un ejercicio continuado, y presa, por tanto, de una fatiga extrema, han perdido las espinas de sus células piramidales, adquiriendo además las dendritas terminales un estado moniliforme ó hinchazones locales en forma de bola. Semejante desarticulación de las superficies neuronales, ha sido observada por Manouelian hasta en los glomérulos olfativos, donde el penacho protoplásmico se encoge, resolviéndose en series de esferas voluminosas.

8.° Las investigaciones de Odier (3) sobre la médula espinal, que enseñan (aunque la interpretación de este autor sea inadmisible) que los anestésicos empequeñecen las dendritas y las corrientes inducidas las encogen fuertemente.

9.° La confirmación, debida á Querton (4), de que, durante el sueño invernal de la marmota, los apéndices piriformes de las dendritas cerebrales están retraídos y modificado el penacho terminal de las pirámides que se presenta salpicado de varicosidades.

10. Las investigaciones de Havet (5), quien ha confirmado algunas de las citadas alteraciones en los invertebrados, singularmente la modificación varicosa y el encogimiento y hasta desaparición de expansiones.

(1) *Demoor* : La Plasticité morphologique des neurones cerebraux. *Travail fait à l'Institut Salvay. Arch. de biol. de Bruxelles.* Tomo XIV, 1896.

(2) *Stephanowska* : Les appendices terminaux des dendrites cerebraux et leurs differentes états physiologiques. *Trav. du Lab. de l'Institut Salvay.* Bruxelles, 1897.

(3) *Odier:* Recherches experimentales sur les mouvements de la cellule nerveuse de la moelle epinière. Genève, 1898.

(4) *Querton* : Le sommeil hibernal et les modifications des neurones cérébraux. *Trav. de Lab. de l'Institut. Solvoy.* Tomo II, Bruxelles, 1898.

(5) *J. Havet* : L'etat moniliforme des neurones chez les invertebrés et quelques remarques sur les vertebrés. *La Cellule.* Tomo 21, 1899.

La hipótesis de Duval fué combatida severamente por Kölliker (1), que la declaró inaceptable por las siguientes razones: 1.ª, los cilindros-ejes no son contráctiles por ningún género de excitación; 2.ª, en aquellos animales cuya transparencia permite observar las ramificaciones nerviosas sensitivas, no se sorprende ningún movimiento (larvas de batracios y de siredones, etc.); 3.ª, el cilindro-eje consta de protoplasma sólido muy diferenciado, no de materia blanda como los leucocitos; 4.ª, los procesos psíquicos son actos estables, en gran parte regulables tocante á su intensidad y duración; mientras que los movimientos amiboides son continuos, desordenados, obedeciendo fatalmente á los excitantes nutritivos ó térmicos (2).

A los argumentos *a priori* de Kölliker, se han sumado también en estos últimos años algunas observaciones negativas de Azoulay (3), Soukhanoff (4), Lugaro (5) y Reusz (6).

Azoulay, que estudió las pirámides cerebrales del ratón, sometido durante una hora á la acción del éter ó de la fatiga, no pudo hallar ningún cambio morfológico que las diferenciara de las normales.

Soukhanoff, que en un primer trabajo se confiesa entusiasta partidario de la teoría de Duval, vuelve sobre su acuerdo en memorias posteriores, afirmando que la retracción de las espinas y lesión varicosa de las dendritas de los animales narcotizados, fatigados y anemiados (ligadura de la aorta), son la expresión de un proceso morboso que no tiene nada que ver con las fases funcionales fisiológicas de las neuronas (*degeneración varicosa*).

Lugaro, después de declarar que muchas de las modificaciones neuronales descritas por los autores son fruto de una mala fijación de las piezas, propone como resultado de sus investigaciones relativas á la acción de los narcóticos, una hipótesis que viene á ser la antítesis de la de Duval. Para Lugaro, el estado de reposo corresponde á la presencia de dendritas no varicosas y provistas de numerosas espinas; el estado funcional, á la ramificación dendrítica normal, pero exenta de dichos apén-

(1) *Kölliker*: Kritik des Hypothesen von Rabl-Ruckhard und Duval uber amiboide Bewegungen des Neurodendren. *Aus. d. Sitzungsber. d. Würzburg. Phys. méd. Gesellschafl.* 1895. Sitz. 9 Marz, 1895.

(2) Algunas de estas objeciones son muy débiles; el hecho de que no se muevan los axones no autoriza á negar la posibilidad de la contracción de las dendritas centrales ó de las arborizaciones pericelulares, partes neuronales jamás observadas durante la vida.

(3) *Azoulay*: Psychologie histologique et texture du systeme nerveux. *L'Anneé psychologique*, 1896.

(4) *Soukhanoff*: Contribution à l'étude des modifications que subissent les prolongements dendritiques des cellules nerveuses sous l'influence des narcotiques. *La Cellule*, tomo 14, 1898.

— Véase también: *Journal de Neurologia*, 1898; y

— L'anatomie pathologique de la Cellule nerveuse en rapport avec l'atrophie variqueuse des dendrites de l'écorce cérébrale. *La Cellule*, 1898.

(5) *Lugaro*: Sulle modificazione morphologiche funzionali dei dendriti delle cellule nervose. *Riv. de patol. ner. e mentale*, 1898.

(6) *Reusz*: Ueber Brauchbarkeit der Golgi'schen Methode in der Physiol. u Pathol. der Nervenzelle. *Magyar sevoin Archivum*. III, 1902.

dices colaterales, y, en fin, el estado varicoso, á la fatiga. En un trabajo anterior (1) había defendido una idea algo diferente, puesto que afirmaba que el estado de actividad del protoplasma nervioso se acompaña de una turgescencia del cuerpo celular, turgescencia que, propagándose á las dendritas, haría más íntimo y eficaz el contacto entre las articulaciones neuronales, y más expedito, por tanto, el paso de las corrientes.

En cuanto á Reusz, declara los citados cambios y singularmente el estado varicoso, como productos artificiales que se hallan en las piezas normales mal fijadas, como en las provinientes de animales narcotizados, cocainizados y fatigados, y por consiguiente, sin relación alguna con las fases del fisiologismo neuronal. En cambio, recientemente, Narbut (2) cree haber visto disminuir y aun desaparecer, durante la narcosis, las espinas dendríticas del cerebro del perro.

Por su parte van Gehuchten (3), afirma la realidad de los cambios morfológicos producidos por los narcóticos. En las células en reposo, los apéndices (nuestras espinas) serían largos y de espesor uniforme, conformemente con las observaciones de Querton y Lugaro (apéndices filiformes) (4). En ciertos estados experimentales, estos apéndices se acortan, modifican su forma y se hacen piriformes, pudiendo desaparecer completamente, siguiéndose más tarde el estado monoliforme de las dendritas. En cuanto á la significación de tales cambios, van Gehuchten no se pronuncia, ignorando si son la expresión de un estado degenerativo ó de un estado de contracción fisiológica de las neuronas.

Aunque por camino diferente que Duval, también Renaut (5) ha imaginado, fundándose en sus observaciones sobre la retina con el método de Ehrlich, una explicación morfológica de la actividad funcional y reposo. En sentir del histólogo de Lyon, las dendritas de la retina (capas plexiformes), se pondrían en contacto unas con otras, al nivel de sus varicosidades. El estado de reposo se traduciría por un débil desarrollo de las perlas ó esferas dendríticas ; mientras que el de actividad se debería á una rica absorción de materia en dichas varicosidades, con acortamiento concomitante de las expansiones protoplásmicas.

De todos los hechos y argumentos expuestos en favor y en contra de la teoría de Duval y congéneres, se deduce que la cuestión del amiboidismo nervioso no puede darse todavía por resuelta, ni positiva ni negativamente. No puede recaer solución positiva, porque todas las modificaciones morfológicas en que la hipótesis se apoya (absorción de espinas, varicosidades, retracción de dendritas consecutivamente á la acción de narcóticos, fatiga, anemia, etc.), son susceptibles de ser interpretadas,

(1) *Lugaro* : Sulle modificazione delle cellule nervose, &., 1895.

(2) *Narbut* : Zur Frage der histologische Schlafes. *Obosrenige Psich.*, n.° 3, 1901.

(3) *Van Gehuchten :* Anatomie du systeme nerveux. 3.ª edit., 1900, tomo I, página 279.

(4) Esta es una equivocación fácilmente subsanable, con sólo observar á favor del apocr. 1,30 de Zeiss, piezas absolutamente normales. En realidad, en el cerebro normal, así como en todos los centros nerviosos, las espinas se muestran constantemente piriformes, según demostramos nosotros en nuestros primeros trabajos sobre el cerebro. Imágenes parecidas da el método de Ehrlich.

(5) *Renaut* : Sur les cellules nerveuses multipolaires et la théorie du neurone de Waldeyer. *Bull. de l'Acad. de Med.*, París 1895.

según afirma Soukanoff é insinúa van Gehuchten, como alteraciones patológicas independientes del estado funcional y aun como desórdenes cadavéricos. No ha lugar tampoco á repudiar definitivamente la hipótesis, porque las observaciones negativas esgrimidas contra ella, se refieren exclusivamente á las dendritas, es decir, á uno de los factores de la articulación neuronal, descartando la arborización nerviosa terminal, donde acaso se den, durante la actividad fisiológica normal, fenómenos motores semejantes al amiboidismo (1). Se ha prescindido también del examen del soma y gruesas dendritas, al nivel de las cuales se realizan precisamente los contactos nervioso-protoplásmicos (cestas pericelulares en la médula, cerebelo, bulbo, cerebro, etc.) y transmisiones más importantes, sin otro motivo para la exclusión que la dificultad de las impregnaciones ; por donde se ha venido á caer en un error de lógica semejante al tan famoso de Gall, que privaba de localización fisiológica importante á las circunvoluciones cerebrales incapaces de ser exploradas por la palpación.

Añadamos, en fin, que á pesar de las precauciones tomadas con sus experiencias de contraprueba, ni Stefanowska, ni Demoor, ni Soukanoff, nos parecen haber tenido en cuenta lo bastante varias causas graves de error, sobre las cuales hemos llamado en vano la atención hace muchos años, á saber : 1.° La retracción de las espinas y el estado varicoso de las dendritas, son la expresión de una alteración celular *post-mortem*, que se observa constantemente en los preparados normales de Ehrlich y de Golgi, cuando la fijación se hace tardíamente (2). 2.° Por igual motivo, en las piezas gruesas normales, coloreadas por el cromato de plata, las zonas centrales muestran siempre células sin espinas y sembradas de varicosidades. 3.° Cuando la fijación es tardía é imperfecta (método lento de Golgi), las espinas no aparecen. 4.° En fin, las espinas fueron precisamente descubiertas por nosotros en preparados de mamíferos muertos por el cloroformo. Desde hace muchísimos años, tenemos la costumbre de sacrificar los animales por los narcóticos, y jamás, si las piezas son delgadas, y el ácido ósmico penetró rápidamente, hemos logrado discernir en las neuronas varicosidades ú otros cambios no existentes en los animales muertos por hemorragia.

En suma : no somos adversarios de la concepción de Duval ; antes bien, sentimos por ella una gran simpatía, bien excusable si se considera que el amiboidismo nervioso, no sólo encaja bien en la teoría neuronal, sino que resulta casi una consecuencia de ella (recuérdense los fenómenos amiboides de las neuronas embrionarias). Pero estimamos también que la prueba experimental se ha planteado en mal terreno, desviando del marcado por el ilustre citado histólogo, que atribuyó los fenómenos motores á las terminaciones nerviosas y no á las dendritas. Hoy por hoy, es fuerza confesar que, aunque una crítica severa rechazara por improcedentes

(1) *A priori*, más verosímil parece que sean asiento del amiboidismo las ramificaciones nerviosas, puesto que hacia ellas van las descargas de las dendritas y del cuerpo celular.

(2) Por ejemplo : si un preparado cerebral de Ehrlich se fija media hora después de comenzar la acción del azul, se ven todavía muchas espinas y un estado varicoso es poco notable ; hora y media después faltan por completo las espinas y aparece el estado perlado del protoplasma.

los hechos de retracción de las dendritas alegados por algunos autores, subsistiría todavía la posibilidad de la explicación histológica del sueño, de la distracción, del olvido, y de muchos fenómenos mentales ; y se podría defender con fortuna, mientras no aparecieran en contra observaciones precisas y concordantes, recaídas sobre toda la extensión de las articulaciones neuronales, es decir, sobre el soma y dendritas, de un lado, y las ramificaciones nerviosas, de otro; observaciones en las cuales se patentizará la perfecta estabilidad de las superficies de contacto durante los diversos estados fisiológicos susceptibles de experimentación. Y con todo eso, un espíritu escrupuloso hallaría todavía reparos difícilmente refutables, porque es casi imposible efectuar experiencias que se acerquen en sus condiciones á las del estado fisiológico normal, durante el cual los cambios de posición y forma de las ramificaciones neuronales, podrían ser fugitivas y borrarse, cual acontece con los leucocitos en actividad antes de la muerte.

Alteraciones normales y patológicas de las neurofibrillas.—Acabamos de ver que el amiboidismo de las ramificaciones celulares es una suposición cuya prueba definitiva no ha sido todavía dada. Pero existe un amiboidismo interno, es decir, un conjunto de mutaciones del retículo protoplásmico correlativas de algunos estados fisiológicos, las cuales acaban de ser puestas de manifiesto por las investigaciones de Tello (1) y las nuestras (2), y que acaso den cuenta, cuando se estudien mejor, de muchos fenómenos dinámicos neuronales.

Como se ve en la fig. 864, B, las neurofibrillas de las neuronas de los reptiles, entorpecidas por el frío invernal (temperatura de 8 á 12° centígrados), se funden en cordones colosales, finamente granulosos, admirablemente impregnables por el nitrato de plata, y separados por grandes espacios claros exentos de armazón. Los filamentos del axon se condensan igualmente en hilo único y homogéneo, que se ramifica al llegar al protoplasma, y los residentes en las dendritas sufren igualmente fusiones y simplificaciones que les prestan aspecto singular. Este fenómeno se presenta también, aunque con otros caracteres, en las células funiculares (fig. 864, C). Sólo las neuronas del cerebro, cerebro medio é intermediario, que se conservan activas á pesar de la acción del frío (el animal tiene en invierno los ojos abiertos y mueve la cabeza), conservan un retículo normal.

Pero en cuanto llega la primavera ó se eleva la temperatura del recipiente en que mora el reptil, ó se le excita por cualquier procedimiento á fin de que la médula espinal entre en juego, las neurofibrillas finas reaparecen, multiplicándose enormemente, y desapareciendo los espacios interfibrilares que tenían ahora un aspecto granuloso. Las investigacio-

(1) *F. Tello:* Sobre la existencia de neurofibrillas gigantes en los reptiles. *Trab. del Lab. de inves. biol.* Tomo II, 1903.

(2) *S. R. Cajal:* Variaciones normales y patológicas de las neurofibrillas. *Trab. del Lab. de inv. biol.* Tomo III, cuad. 1.°, 1904.

nes recientes de Tello, ejecutadas en nuestro laboratorio, prueban que el paso del estado B al estado A (fig. 864, A, D), se consigue con sólo calentar el reptil durante media hora.

En la parte izquierda de la figura presentamos el estado de actividad y en la derecha el de reposo. Adviértase la enorme diferencia del retículo en ambos estados, y téngase presente que en este experimento (absolutamente constante en sus resultados en todos los reptiles) no se han empleado para producir las citadas variaciones más que condiciones perfectamente normales.

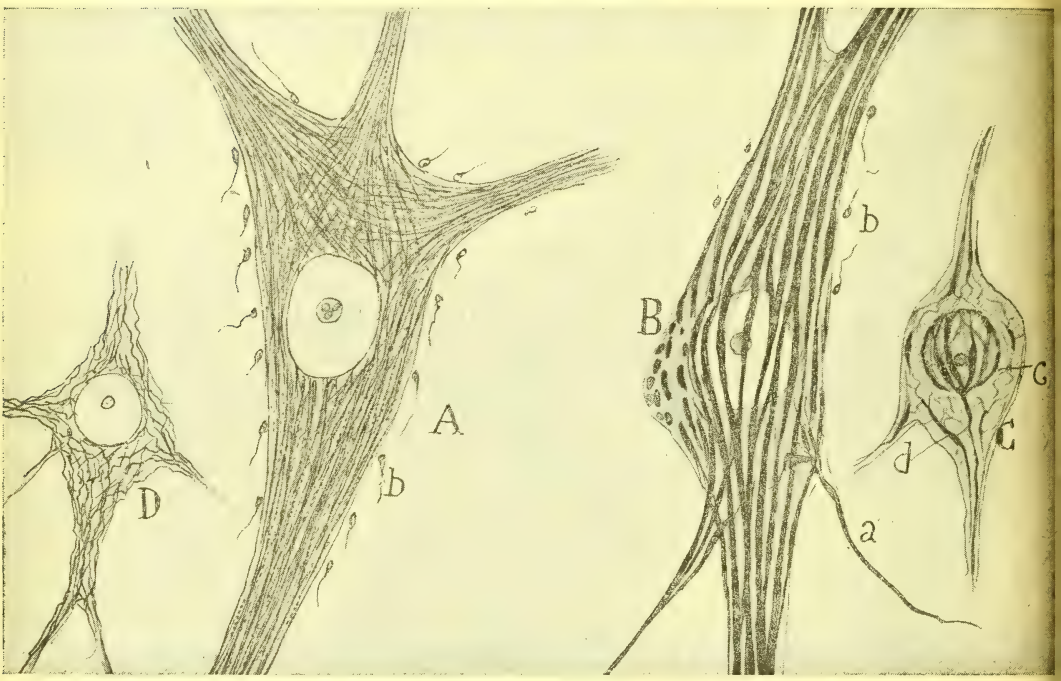


Fig. 864.— Células de la médula espinal del lagarto. — A, D, corpúsculos motor y funicular en actividad (treinta horas de estufa á 30°); B, C, células motrices y funicular de la médula de un lagarto conservado á la temperatura ordinaria (12° centígrados); *a*, axon; *b*, mazas nerviosas terminales; *c*, red perinuclear; *d*, filamento primario espesado.

Fenómenos semejantes se presentan en las enfermedades nerviosas, por ejemplo, en la rabia, en la cual el reposo de las neuronas proviene de la desorganización de las fibras nerviosas que aportan las corrientes.

En cuanto al mecanismo en cuya virtud la temperatura ó el estado de actividad producen tan interesantísimas variaciones del retículo, nuestros estudios no son suficientes todavía para formular una explicación algo segura.

Hipótesis de Tanzi sobre la hipertrofia por ejercicio de las vías nerviosas (1).—«Una corriente nerviosa que pasa más frecuentemente á través de una articulación neuronal, provocará hipernutrición de las vías sobrexcitadas, y, á la manera de lo ocurrido en los músculos, sobrevendrá una hipertrofia que se traducirá por un aumento de longitud de las ramificaciones neurónicas, y en consecuencia, por una disminución de la distancia que separa las superficies de contacto. Representando estos espacios las resistencias que la corriente debe vencer, resultará que la conductibilidad del sistema nervioso estará en razón inversa de los intervalos interneurónicos. El ejercicio, tendiendo á disminuir estos intervalos, debe, pues, aumentar la capacidad funcional de las neuronas».

Esta teoría, que no se apoya en ningún factor hipotético, sino en la realidad de las conexiones neuronales, tiene la ventaja, según hace notar Soury, de hacernos ver, cómo los actos habituales, en fuerza de repetirse, se hacen fáciles y automáticos, y cómo lo que llamamos movimiento consciente y voluntario, en contraposición del acto reflejo, pudiera depender, en su faz físico-química, de un estado de resistencia al paso de las ondas nerviosas.

Localización del doble proceso intelectivo y emotivo, según Lugaro. — Partiendo Lugaro (2) del concepto de la dualidad inseparable intelectiva y afectiva de toda operación psíquica, da por verosímil que la elaboración del fenómeno del conocimiento tiene lugar entre las neuronas, ó sea en la articulación de las terminaciones de las fibras nerviosas aferentes con el cuerpo y dendritas de las pirámides ; mientras que la de los estados afectivos tendría por *substratum* el interior mismo de la neurona.

El proceso intelectivo se relaciona, pues, con las conexiones interneuronales, las cuales habríanse establecido desde la época embrionaria, por mecanismo quimiotáctico, semejante al invocado por nosotros para la explicación del crecimiento y articulación de las neuronas en el embrión. El hecho mismo de la transmisión de la onda desde una neurona á otra, obedecería á fenómenos químicos : en realidad, el impulso provoca un cambio químico en las arborizaciones nerviosas, el cual, obrando á su vez como estímulo fisico-químico sobre el protoplasma de otras neuronas, crearía en éstas nuevas corrientes. El estado consciente estaría precisamente ligado á los cambios químicos suscitados en las neuronas por las terminaciones nerviosas, cambios que tendrían cierto carácter específico y cualitativo diverso en cada arborización nerviosa sensorial.

Faltan razones para apoyar ó refutar esta ingeniosa conjetura de Lu-

(1) *Tanzi* : I fatti e le induzioni nell'odierna istologia del sistema nervoso. *Riv. sperim. di fren. e di med. leg.* Tomo XIX, 1893.

(2) *E. Lugaro* : I recenti progresi dell' Anatomia del sistema nervoso in rapporto alla Psicologia et alla Psichiatria. *Riv. di pat. ner. e ment.* Vol. IV, fasc. 11 et 12, 1899.

garo, que representa hoy por hoy, y en ausencia de datos fisiológicos objetivos, una mera posibilidad. Notemos, empero, que el tono emotivo que acompaña á nuestras percepciones é ideas podría estar ligado también á la actividad de otros factores constitutivos de la substancia gris (células de axon corto, células y vías de proyección, etc.).

Nuestra teoría del crecimiento perfeccionador de las conexiones interneurónicas (1). — En diversos lugares de nuestros trabajos hemos expuesto nosotros, fundándose en las leyes evolutivas de la morfología neuronal, algunas conjeturas destinadas á explicar el perfeccionamiento por ejercicio de ciertos actos mentales, así como la originalidad y diversidad de los talentos, la memoria lógica y hasta las aberraciones de la asociación.

Acabamos de ver que la hipótesis de Tanzi da cuenta cabal de la facilidad é inconsciencia de ciertos actos mentales, pero no nos explica las aptitudes sobresalientes creadas por el ejercicio mismo, que no consisten siempre en hacer fácil y expeditamente lo difícil, sino en realizar lo imposible. Nadie ignora que la obra de un pianista, de un orador, de un matemático, de un pensador, etc., resulta absolutamente inabordable para el hombre ineducado, cuya adaptación al nuevo trabajo (caso de que concurran en el sujeto circunstancias orgánicas favorables) es obra de muchos años de gimnasia mental y muscular. Para comprender este importante fenómeno se hace necesario admitir, además del refuerzo de las vias orgánicas preestablecidas, el establecimiento de otras nuevas, mediante la ramificación y crecimiento progresivo de las ramificaciones dendríticas y nerviosas terminales. En tal suposición, el talento adquirido (dejando á un lado lo relativo á la capacidad cerebral ó memoria orgánica, cuantía de neuronas y otras condiciones que deben influir también en el resultado), tendría por principal condición la presencia de centros conmemorativos primarios y secundarios provistos de enlaces múltiples y complicados entre órdenes ó pléyades neuronales poco ó nada relacionadas en los cerebros incultos. Por virtud de esta superior asociación, una excitación sensorial ligera, la contemplación de una idea, un estímulo, en fin, cualquiera incapaz de provocar en un cerebro ineducado sino asociaciones vulgares ó ilógicas, suscitaría en las cabezas fuertemente cultivadas é impresionables, combinaciones ideales inesperadas, que traducen esquemática, pero fielmente, relaciones positivas de la realidad exterior, y se condensan y expresan en fórmulas generales y fecundas.

La citada hipótesis explicaría también: la memoria lógica, es decir, ese encadenamiento y subordinación ordenada de las adquisiciones, que no se logra sino tras largo esfuerzo de atención y reflexión, y mediante una nueva organización de los centros conmemorativos; así como la creación

(1) *S. Ramón Cajal*: Consideraciones sobre la Morfología de la célula nerviosa. Madrid, 1895.

de sistemas arquitectónicos de ideas ó construcciones lógicas complicadas (sistemas ó credos filosóficos, religiosos y políticos).

Las observaciones y argumentos que sirven de apoyo á esta hipótesis son:

1.° Durante el desarrollo embrionario, las dendritas y ramificaciones nerviosas se extienden y ramifican progresivamente, poniéndose en contacto con un número cada vez mayor de neuronas (véase *Histogenesis de la médula espinal*, capítulo XXI, tomo I).

2.° Es un hecho también que el ajuste definitivo de estas relaciones no se verifica sino después de algunos tanteos, advirtiéndose que antes de que las expansiones lleguen á su destino y creen articulaciones estables, desaparecen numerosas ramas accesorias, especie de asociaciones de ensayo cuya existencia prueba la gran movilidad inicial de las arborizaciones celulares.

3.° En algunos casos las expansiones se extravían contrayendo conexiones anormales (ramas intra-epiteliales, etc.). Recientemente hemos hallado en el perro de pocos días axones terminados por error en la cavidad ependimal y en vías de reabsorción.

4.° Este movimiento de crecimiento de las expansiones se continúa después del nacimiento, existiendo una gran diferencia en punto á longitud y caudal de ramificaciones neuronales secundarias y terciarias, entre el niño recién nacido y el hombre adulto.

5.° Es también verosímil que semejante desarrollo se perfeccione en ciertos centros á impulsos del ejercicio, y, al contrario, se suspenda y aminore en las esferas cerebrales no cultivadas.

6.° Prueban las experiencias de sección de los nervios que los axones periféricos, tanto sensitivos como motores, son susceptibles de crecer y arborizarse, restaurando sus conexiones con la piel y músculos y organizándose de un modo algo distinto.

7.° La patología nerviosa conoce infinitos casos de restauración funcional tras graves lesiones de centros corticales diferenciados (restablecimiento de la articulación de la palabra en la afasia motriz, desaparición de la sordera mental, reaparición de la sensibilidad en la apoplegía, etc.). Esta vuelta á la normalidad cuando las fibras nerviosas se han desorganizado, sólo se comprende bien admitiendo que en el cerebro, como en los nervios periféricos seccionados, el cabo sano del axon es susceptible de crecer y de emitir colaterales nuevas, las cuales, corriendo á través de las partes enfermas, restablecen la articulación con las neuronas desasociadas. Cuando estas han sido destruídas, las ramas neoformadas saldrían al encuentro de otras células nerviosas, á quienes imprimirían nuevo carácter funcional.

Las nuevas expansiones se orientarían en el sentido mismo de las corrientes nerviosas dominantes ó en el de la asociación celular objeto de

las reiteradas solicitaciones de la voluntad. Esta hipertrofia de los extremos celulares podría acompañarse de cierta congestión activa que suministraría los materiales nutritivos. Por lo demás, según expusimos en otro capítulo (véase histogenesis medular), el mecanismo del crecimiento podría comprenderse subordinándolo á acciones quimiotácticas.

Si la admisión de la capacidad de crecimiento y asociación de las neuronas en el adulto nos dan cuenta del talento de adaptación y de la aptitud para variar nuestros sistemas de ideas, es claro que la suspensión de esta actividad en el anciano ó en el anquilosado (por ausencia de cultura mental ú otros motivos), sería susceptible de esclarecer en cierto modo la fijeza de las convicciones, la inadaptabilidad al medio moral y hasta las violencias del misoneísmo ; y cuando, en virtud de causas más ó menos patológicas, se produzca la flojedad articular, quiero decir la atrofia y encogimiento de las expansiones y la disgregación parcial de los sistemas conmemorativos, el resultado será la amnesia, la pobreza de la asociación, la inercia mental, y (extremándose la perturbación) hasta la imbecilidad y la locura. Y podría añadirse aún que si en el loco, el amnésico y el anciano son más persistentes los recuerdos antiguos que los modernos, ello se debe á que las vías de asociación primitivamente creadas alcanzaron inusitada robustez, como formadas al fin durante la época en que la plasticidad neuronal alcanzó el máximum de energía.

Con lo cual no pretendemos excluir, para la explicación de los fenómenos adaptativos y regresivos á que aludimos, otros factores cuya significación es hoy por hoy indeterminable, tales como : los cambios ocurridos en las vías intraprotoplásmicas (espongioplasma y neurofibrillas), las variaciones de composición química de las células, la riqueza en neuronas de axon corto, las modalidades en el número y posición de los corpúsculos neuróglicos de la substancia gris, etc.

CAPÍTULO XLIX

GANGLIOS DEL GRAN SIMPÁTICO

Estructura de la cadena simpática intervertebral.—Ganglios del intestino.—Ganglios cardíacos. —Terminaciones simpáticas en el corazón y las arterias. —Terminaciones simpáticas en las glándulas. — Marcha de las corrientes en el sistema simpático.

Hasta aquí hémonos ocupado exclusivamente del análisis del eje cerebro-raquídeo ó sistema nervioso de la vida de relación; mas para completar nuestros estudios neurológicos, debemos ahora tratar, en un postrer capítulo, del *gran simpático* ó sistema nervioso de la vida vegetativa.

Constituye el *gran simpático* una cadena de centros nerviosos destinados á regir los músculos de fibra lisa y á presidir, en general, á todas las actividades de la vida nutritiva. Para semejante cometido, su acción debía ser y es independiente de la voluntad, y por consiguiente, de los centros cerebrales superiores. Sin embargo, esta autonomía funcional es sólo relativa. En realidad, según veremos luego, la cadena simpática recibe raíces ó vías aferentes motrices *(ramos comunicantes)* de la médula espinal ; de suerte que, bajo el aspecto fisiológico, dicho sistema nervioso puede considerarse como un mecanismo reflejo-motor subordinado al asta anterior del eje raquídeo, y diferenciado para regir y coordinar automáticamente los movimientos de las vísceras y vasos.

En el sistema simpático hay que considerar dos órdenes de centros: la cadena longitudinal gangliónica ó *gran simpático* propiamente dicho; y los *focos viscerales,* ó *sistema ganglionar periférico,* residentes en el intestino, corazón y parénquima glandular.

GANGLIOS SIMPÁTICOS INTERVERTEBRALES

Los ganglios simpáticos son unas masas grises, por lo común ovoideas ó fusiformes, alargadas en el sentido del eje del tronco y unidas longitudinalmente en cadena, á favor de un cordón nervioso intermediario. Tales centros, situados en el tórax, delante de los espacios intercostales, entre los cabos posteriores de las costillas, suelen ser tantos como nervios raquídeos. Por excepción, sin embargo, redúcense á tres en la región cervical, á cuatro en la región lumbar y sacra. En ciertas regiones,

además de la cadena principal, existen ganglios complementarios, que apartándose de la columna vertebral, se aproximan á los órganos cuyos movimientos rigen. Tales son: en la cabeza, el ganglio oftálmico, el esfeno-palatino y submaxilar; en la cavidad abdominal, los solares, semilu-

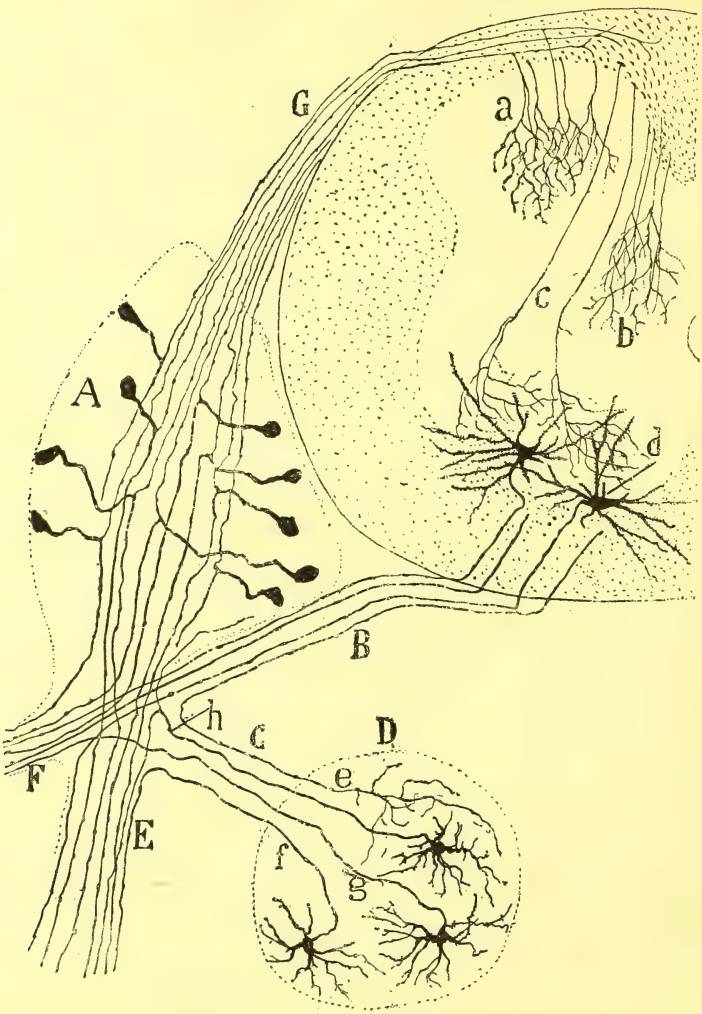


Fig. 865. — Esquema destinado á mostrar las raíces de los nervios raquídeos y sus relaciones con la médula espinal, ganglios raquídeos y simpáticos. — A, ganglio raquídeo; B, raíz anterior; C, ramo simpático comunicante; D, ganglio simpático; G, raíz posterior; F, rama posterior del par raquídeo; E, rama anterior.

nares, mesentéricos, hipogástricos, etc. Por lo demás, estos focos accesorios coinciden estructuralmente con los centros principales ó intercostales.

En cada ganglio simpático hay que estudiar las siguientes partes: la

substancia gris propia; las *raíces* ó vías de unión con los pares raquídeos; los *cordones intermediarios*, y los *nervios viscerales*.

Substancia gris de los ganglios. — Consta de células nerviosas, fibras nerviosas meduladas y ameduladas, y corpúsculos neuróglicos.

Células simpáticas.—Los cortes finos de un foco simpático coloreados por las anilinas básicas revelan, dispuestos sin orden y en masa apretada, una infinidad de elementos de talla variable, y separados en muchos parajes por plexos intercalares. Bajo el aspecto del volumen, distínguense dos categorías celulares: grandes, cuyo diámetro oscila entre 40 y 60 μ (gato, perro, etc.); y medianas y diminutas (de 20 á 28 μ).

Todos estos corpúsculos afectan forma más ó menos estrellada y están provistos de numerosas expansiones, según reconoció hace ya muchos años Remak y comprobó Ranvier. Pero la verdadera morfología de estas células sólo puede estudiarse con el cromato de plata, el cual, aplicado especialmente en los animales jóvenes, nos las presenta muy semejantes á las del eje cerebro-raquídeo, es decir, provistas de dos clases de expansiones: cortas ó dendríticas, y larga ó axon (1).

a) Poseen las dendritas bastante espesor en su origen, muestran un contorno desigual, á veces varicoso, divergen en varios sentidos, y después de largo trayecto flexuoso, suelen dividirse y subdividirse, hasta terminar libremente en el espesor del ganglio. En algunas células, las dendritas se dicotomizan más tempranamente, descomponiéndose en arborizaciones varicosas ó en penachos de ramas de contorno desigual. No es raro notar, según descubrimos nosotros y han confirmado Retzius (2), van Gehuchten (3), L. Sala (4) y Kölliker, que la ramificación dendrítica sale al encuentro de una célula vecina, en torno de la cual extiende una arborización varicosa. En fin, en los preparados de Ehrlich (fig. 868, A), las finas ramas dendríticas aparecen (fig. 871, *b*), sembradas de abultamientos vacuolados, en un todo semejantes á los que el azul

(1) El hecho de que las células simpáticas poseen dendritas y un axon, como las cerebro-raquídeas, fué primeramente reconocido por nosotros, aunque después de alguna vacilación, motivada por haber estudiado los ganglios de las aves, en los cuales las dendritas suelen ser tan largas, que es sumamente difícil comprobar su terminación intraganglionar. En cambio, en los mamíferos (perro y gato) las dendritas afectan en la mayoría de las neuronas simpáticas menor longitud, y la diferenciación de expansiones se presenta con mayor claridad. Véase nuestro folleto: Notas preventivas sobre la retina y gran simpático de los mamíferos, *Gaz. San. de Barcelona*, 10 diciembre de 1891. Poco tiempo después (1892) confirmaron esta disposición fundamental: Retzius, van Gehuchten y Luigi Sala.

(2) *G. Retzius:* Ueber den Typus der sympathischen Ganglienzellen de höheren Thiere. *Biol. Untersuch.* N. F. Bd. III, 1892.

(3) *Van Gehuchten*: Les cellules nerveuses du sympathique chez quelques mammifères et chez l'homme. *La Cellule*, tomo VIII, 1 fasc. 1892.

(4) *Lugi Sala*: Sulla fina Anatomia dei ganglii del simpatico. *Monitore Zool. ital.*, 31 agosto, 1892, anno III, núm. 7-8.

de metileno denuncia en las expansiones protoplásmicas de la retina y cerebro, de las cuales discrepan, sin embargo, por un carácter negativo: la ausencia de espinas colaterales ó apéndices piriformes. Por lo demás, según notaremos luego, la presencia de tales varicosidades, así como las repetidas divisiones, son rasgos de mucha importancia para distinguir, tanto en los preparados de Ehrlich como en los de Golgi, las dendritas simpáticas de la expansión funcional donde faltan dichos atributos.



Fig. 866.—Ganglio cervical superior del ratón de pocos días.—B, C, D, células nerviosas cuyo axon iba al cordón ascendente; E, arborizaciones nerviosas de fibras medulares ó motrices.

Las últimas y más delgadas ramificaciones acaban por una varicosidad, después de emitir en ángulo recto algunas ramillas ó apéndices cortos, á su vez divididos del mismo modo y terminados mediante espesamientos (fig. 867, B, F).

Bajo el aspecto de la disposición general de las dendritas y otros atributos, hemos distinguido en los ganglios simpáticos las siguientes modalidades neuronales:

1.ª *Células estrelladas de grandes y larguísimas dendritas.* — Son bastante numerosas en todos los ganglios de la cadena simpática, así

como en los semilunares, solares, etc., y se caracterizan por presentar tres, cuatro ó más dendritas robustas, divergentes, rara vez dicotomizadas, que se continúan con fibras varicosas de tan extraordinaria longitud, que abarcan la mayor parte del ganglio (1). Estas células, confirmadas por Dogiel (2), que les da el nombre de *corpúsculos sensitivos*, son muy numerosas en los ganglios de las aves, particularmente en las pequeñas, y pueden fácilmente inducir á error, tomándoselas como axones ó expansiones extragangliónicas, según nos ocurrió á nosotros al principio y recientemente á Dogiel, para quien dichas ramas emergerían con los cordones gangliónicos é irían á terminarse en las mucosas. Pero

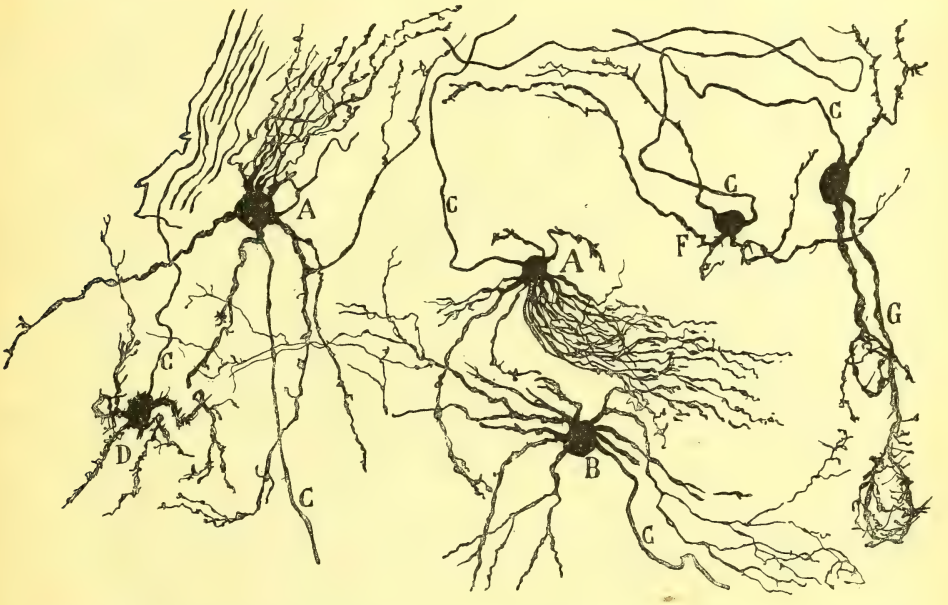


Fig. 867.—Diversos tipos celulares de los ganglios simpáticos del perro adulto. Método de Golgi. — C, axon. (Tomada de nuestra antigua memoria sobre el gran simpático).

en realidad, si no en todas, en algunas de ellas cabe comprobar su terminación en pleno ganglio, bajo la forma de ramillas varicosas, bifurcadas ó provistas de ramúsculos cortos y recios, nacidos en ángulo recto. Y es de presumir que las demás se comporten del mismo modo, aunque

(1) *S. R. Cajal*: Notas preventivas sobre la retina y gran simpático, etc. Barcelona, 1891.

— Pequeñas contribuciones al conocimiento del sistema nervioso: I. Estructura de los ganglios simpáticos, 20 de agosto 1891.

(2) *A. Dogiel*: Zur Frage über der feineren Bau des Sympathischen Nervensystems bei den Säugethieren. *Arch. f. mikros. Anat.* &. Bd. 46.

— Zwei Arten sympatischen Nervenzellen. *Anat. Anzeiger.* n.° 21. 1896.

dificultades técnicas casi insuperables no consientan siempre la demostración absoluta del hecho (fig. 868, A).

2.ª *Células con hacecillos dendríticos.* — Han sido vistas y descritas por Kölliker, que estimó los haces como fibras de Remak. En realidad, según puede verse en las figuras 867, A y 868, C, todas las dendritas de los haces son cortas, terminando á poco trecho, ya por arborizaciones varicosas y groseras, ya por ensanchamientos nudosos y como desgarrados. Comunmente, las células con hacecillos afectan gran talla, lo mismo que las estrelladas de muchas expansiones divergentes.

3.ª *Células de expansiones cortísimas y groseras.* — La observación de tales células diónos la persuasión íntima de la existencia de ramas cortas comparables á las protoplasmáticas de los centros encéfalo-medulares (fig. 867, D). Estas dendritas son gruesas, ó de contorno grosero, y se dividen á poco trecho, acabando por arborizaciones varicosísimas, en su mayor parte pericelulares y vellosas (fig. 867, G).

En sentir de Van Gehuchten, L. Sala y Kölliker, tales nidos constituirían una disposición accidental desprovista de significación fisiológica, simple resultado de la forma de los intersticios celulares. Sin embargo, si los referidos plexos pericelulares constituyen, según es de presumir, un hecho anatómico de cierta importancia, cabría admitir, sin contrariar la ley de la polarización dinámica, que merced á tal disposición, las fibrillas nerviosas de origen espinal (véase más adelante), entran en contacto, conjuntamente con el soma radiado, con las susodichas dendritas perisomáticas. De todos modos, este punto permanece todavía dudoso.

4.ª *Células con penacho monolateral.* — En ciertos corpúsculos las dendritas brotan exclusivamente por un lado, emergiendo del opuesto, de contorno redondeado ú ovoideo, el axon, que toma dirección contrapuesta. Generalmente estos corpúsculos, así como los fusiformes ó bipolares que constituyen una forma afine, residen entre fascículos de fibras nerviosas (fig. 868, C).

b) El axon de todas estas modalidades celulares es bastante grueso (á veces más que las dendritas), y se le distingue, más que por su espesor, por la lisura de contorno, frecuencia de una revuelta inicial, dirección opuesta á menudo á la de las principales dendritas, y sobre todo, por su extraordinaria longitud y ausencia de ramificaciones. En los preparados de Ehrlich se reconoce también por carecer de varicosidades, teñirse menos intensamente que las dendritas, mostrar contorno liso y exhibir, de distancia en distancia, unas pequeñas manchas ó acúmulos de materia cianófila, que apenas sobresalen de la superficie de la fibra (fig. 868, D). En fin, perseguido insistentemente, se observa que tras un itinerario, á veces largo, se incorpora á un paquete de fibras de Remak, con el cual emerge del ganglio.

Según hicimos notar más atrás, estos axones carecen de mielina y representan, por tanto, los tubos designados *fibras de Remak* de los nervios simpáticos. Sin embargo, Kölliker supone que tales fibras cúbrense en ciertos casos de mielina, confundiéndose con las fibras de origen cerebro-raquídeo. Nuestras investigaciones, efectuadas en los ganglios del perro y del gato, no confirman este parecer, contra el cual hablan perentoriamente estas observaciones : *a*) jamás hemos podido ver una estrangulación en aquellos axones que fueron seguidos á gran distancia desde

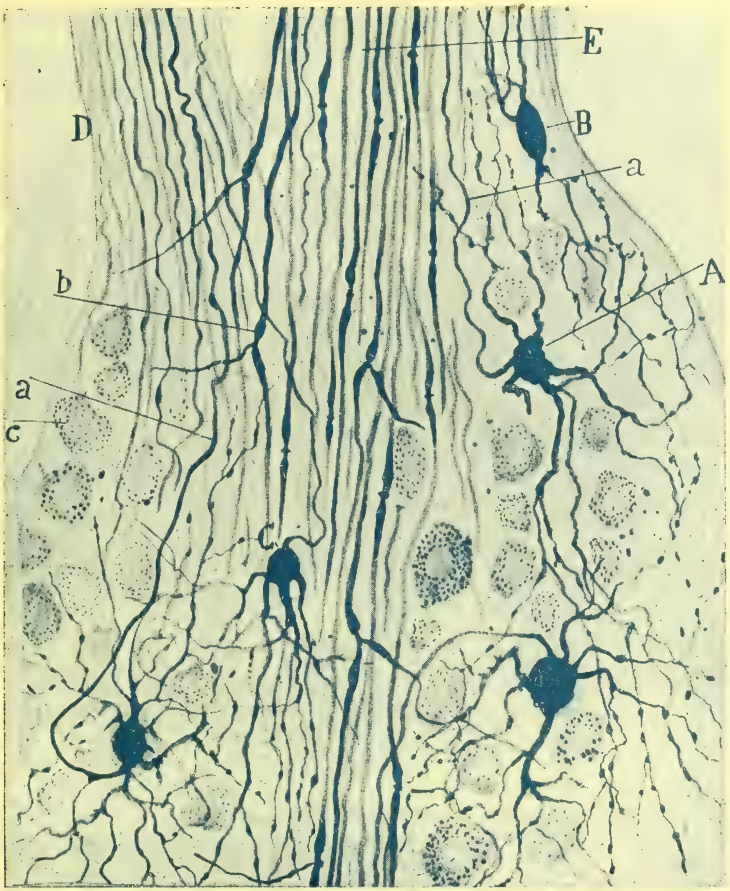


Fig. 868. — Corte longitudinal del ganglio cervical inferior del gato adulto. Método de Ehrlich-Bethe). — A, B, C, diversos tipos celulares ; D, ramo comunicante gris portador de fibras de Remak ; E, cordón simpático interganglionar ; *a*, axon simpático ; *b*, fibra medulada de origen espinal con sus bifurcaciones.

la célula de origen ; *b*) las estrangulaciones se presentan muy claramente en los tubos medulados llegados de los *rami comunicantes* blancos de la médula espinal (véase fig. 868, *b*); *c*) en muchos casos hemos logrado sorprender cordones emergentes del ganglio (ramos comunicantes grises y ramos viscerales), compuestos de cientos de fibras de Remak, ninguna de las cuales poseía estrangulaciones ; *d*) en fin, cosa análoga se com-

prueba en los preparados de Weigert-Pal, donde la mielina aparece exclusivamente en los ramos comunicantes blancos y en su continuación intraganglionar con el cordón longitudinal.

Textura fina de las células simpáticas. — Cuando se colorean en el conejo, y mejor en el gato ó perro, estos corpúsculos por el nitrato de plata reducido (1), adviértese en el protoplasma una gran riqueza de neurofibrillas. Estas, que son más finas que las de los ganglios raquídeos, dispónense en hacecillos situados entre los husos cromáticos y convergen en el axon y expansiones protoplásmicas, dentro de las cuales se las persigue largas distancias. El plexo neurofibrillar del soma se presenta en muchas células dividido en dos planos: uno superficial muy espeso (figura 869, A), sembrado de huecos para los grumos cromáticos, y otro perinuclear ó profundo, más denso y delgado *(c)*. Y del mismo modo que en otras neuronas de la médula, bulbo, cerebro, etc., obsérvase que en cada expansión existen fibras continuadas con los dos citados plexos, disponiéndose las del perinuclear en el eje y las del superficial en la corteza de las dendritas y axon. Existe cierta diferencia de colorabilidad (demostrable también en las células de Purkinje del cerebelo) entre el soma y las dendritas; quiero decir que á menudo las neurofibrillas de éstas se tiñen más intensamente que las del cuerpo celular y al revés. Entre las neurofibrillas yacen los grumos cromáticos, que son finos y muy numerosos, según muestran los preparados de Nissl. En fin, las investigaciones de Veratti y de Holmgren han puesto también en evidencia, dentro del protoplasma y en las cercanías del núcleo, una red lacunaria semejante á la descrita en los ganglios raquídeos y otros centros nerviosos.

El núcleo es voluminoso y casi siempre único, aunque alguna vez se haya visto duplicado (conejo). En su interior exhibe constantemente uno ó varios nucleolos principales, formados, como en la mayoría de las neuronas, por un conglomerado de esférulas pequeñísimas (2) coloreables en negro ó pardo por el nitrato de plata, y reunidas á favor de una ganga. No suelen faltar tampoco los cuerpos accesorios (fig. 869).

Exteriormente, la célula simpática está rodeada de una fina membrana salpicada de núcleos y más delgada que la de los corpúsculos ganglionares raquídeos (fig. 869, *b*). Por debajo de ella muestran además los preparados de Golgi (en los parajes en que no se ha teñido el cuerpo celular) una capa ó depósito granuloso de color claro que se prolonga en torno de las expansiones y sobre el cual destacan á veces líneas ó fajas granujientas negras, dispuestas frecuentemente en red. Semejante capa ó forro pericelular, que corresponde quizás á la red de Golgi y Bethe, representa

(1) *S. Ramón Cajal*: Sobre un sencillo método de coloración de las neurofibrillas y sus efectos en diversos centros nerviosos. *Trab. de Lab. de Invest. biol.* Tomo II, 1903.

(2) *S. Ramón Cajal*: *Loc. cit.*, pág. 149.

probablemente algún acúmulo de cemento ó substancia intersticial modificada por la acción del bicromato de potasa. A nuestro juicio, en esta corteza es donde residen las arborizaciones nerviosas y dendríticas pericelulares.

Fibras nerviosas. — Las células gangliónicas están dispuestas en islotes ó pléyades de extensión y forma sumamente variables, por lo cual no se prestan á descripción exacta. Dentro de las pléyades y separando los elementos simpáticos, adviértense numerosos haces de fibras, en su mayoría dendríticas, las cuales se presentan en los cortes, entrecruzadas

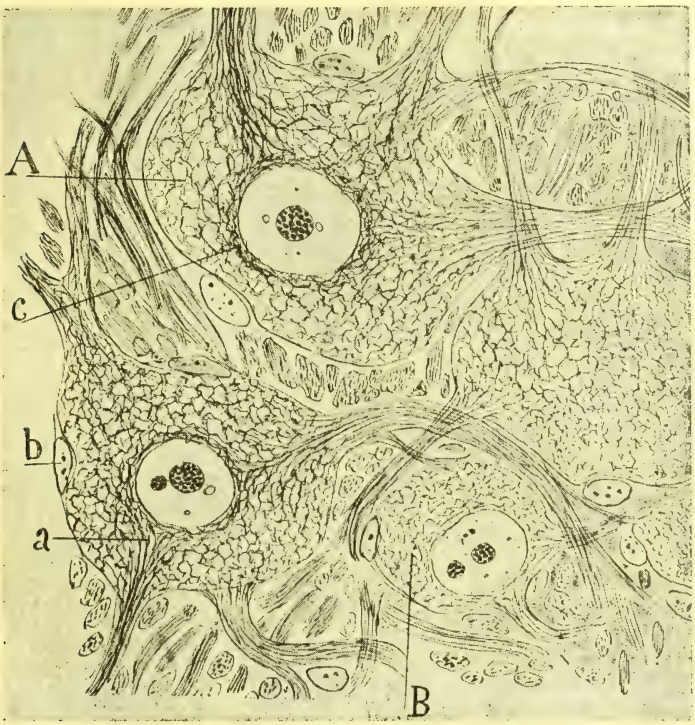


Fig. 869. — Trozo de un corte del ganglio cervical superior del gato adulto. Método del nitrato de plata reducido). — A, retículo protoplásmico de una célula grande ; B, célula mediana ; *a*, filamentos que se dirigen al plexo perinuclear ; *b*, núcleo de la cápsula ; *c*, red perinuclear. (Obj. 1'30 apocr.).

de mil modos y separadas por algunos núcleos de neuroglia. Y entre pléyade y pléyade, percíbense robustos paquetes de fibras nerviosas, constitutivos de tabiques continuados en la periferia ganglionar con los cordones aferentes y eferentes. Entre los macizos fibrilares destaca, por robusto y constante, uno situado hacia el centro gangliónico y prolongado con los cordones comisurales ó intergangliónicos. Este recio sistema conductor, á menudo descompuesto en haces secundarios, contiene una gran cantidad de tubos medulados (fig. 868, E).

El análisis cuidadoso, en los preparados de Golgi y Ehrlich, de las fibras nerviosas constitutivas de los citados haces separatorios de las pléyades celulares, permite reconocer (excluídas las dendritas) tres clases de fibras nerviosas: las *simpáticas*, las *espinales ó motrices* y las *sensitivas* ó de los ganglios raquídeos.

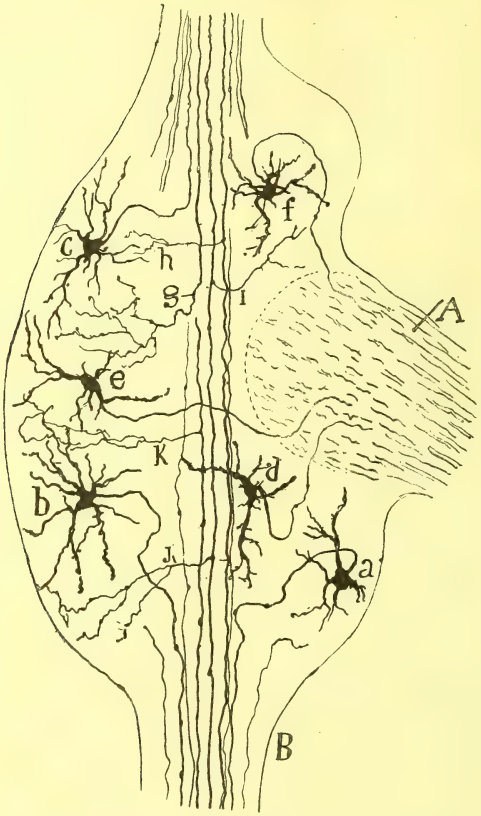


Fig. 870. — Corte longitudinal de un ganglio simpático cervical del embrión de pollo de dieciséis días. — A, nervio raquídeo vecino; B, cordón longitudinal interganglionar; *a*, *b*, *c*, células cuyo axon se incorpora á este cordón; *d*, *e*, *f*, células cuyo axon va al nervio raquídeo; *g*, fibra terminal cerebro-raquídea; J, K, colaterales de estas últimas fibras.

a) **Fibras simpáticas ó de Remak** — Hemos tratado ya de su aspecto y origen; réstanos exponer solamente su terminación. Nuestras investigaciones (1) en los fetos y animales recién nacidos, coincidentes con las observaciones fisiológicas de Langley y con las anatómicas (hechas después, pero independientemente de las nuestras) de v. Lenhossék (2), han demostrado definitivamente que los axones de las células simpáticas, después de marchar por los paquetes fibrilares del ganglio, siguen uno de estos tres caminos.

a) La inmensa mayoría dirígese transversalmente al contorno ganglionar é ingresa en los *rami communicantes grises*, para pasar, después de doblarse hacia afuera (fig. 870, *e*, *f*, *d*), á los pares raquídeos (fig. 865, *f*, *g*). En

(1) *S. Ramón Cajal:* ¡Los ganglios y plexos nerviosos del intestino y pequeñas adiciones á nuestros trabajos sobre la médula y gran simpático general. Nov. 1893, Madrid.

— Véase también: Les nouvelles ideés sur la structure des systeme nerveux, etc. París, 1894, y Atlas der Pathol. Histologie der Nervensystems, IV Lief. *La fine anatomie de la moelle epinière.* Berlín, 1895.

(2) *M. v. Lenhossek*: Beitrage zur Histologie des Nervenssystems &. IX. Ueber das Ganglien Sphenopalatinum und den Bau der sympathischen Ganglien. Wiesbaden, Enero de 1894.

algunos casos, según se aprecia en la fig. 865, *h*, estos axones comunicantes se bifurcan en su arribo á dichos cordones, engendrando una rama gruesa periférica y una más fina, indivisa ó bifurcada á su vez, la cual corre hacia adentro en dirección de la médula espinal, entremezclada con las fibras de raíz anterior. Ignoramos el paradero y significación de estas ramas internas que podrían muy bien representar los contingentes simpáticos destinados á las arterias de la médula y ganglios raquídeos.



Fig. 871. — Trozo de un ganglio simpático del gato con la emergencia del cordón de unión con los pares raquídeos (ramo comunicante gris). — A, rama comunicante ; B, célula cuyo axon se dirigía á ésta ; *a*, axon ; *b*, dendritas varicosas.

Los detalles del curso de las referidas fibras aparece en la fig. 870, donde se ve que los axones simpáticos forman dos hacecillos: uno grueso destinado á la rama raquídea anterior y otro fino consagrado á la posterior. En las aves, en donde el par raquídeo cruza el espesor mismo del ganglio simpático (región cervical), es todavía más fácil que en los mamíferos esta comprobación (fig. 870, *e* y 872, *b*).

Durante este trayecto inicial, dichos axones no emiten colaterales ni se bifurcan, limitándose á incorporarse á los troncos nerviosos cerebro-raquídeos.

b) Otros axones menos numerosos caminan por el eje ganglionar, y subiendo ó bajando abordan los cordones intermediarios de la cadena simpática para pasar á focos vecinos. Tales fibras, que aparecen muy claramente en los cortes longitudinales de los ganglios raquídeos (figura 870, *b*, *c*), no sabemos si constituyen un sistema asociativo longitudinal, contrayendo relaciones con los elementos congéneres de vecinos focos, ó si, según parecen implicar los experimentos fisiológicos de Langley, ganan tan sólo próximos focos, para hacerse en definitiva periféricas con otros *rami communicantes*.

c) En fin, en algunos ganglios raquídeos, y señaladamente en el cervical superior y focos del plexo solar, hemos sorprendido la emergencia de axones que marchaban directamente hacia las arterias ó hacia los órganos viscerales inmediatos, sin incorporarse previamente á cordones nerviosos cerebro-raquídeos. Tales axones constituyen nervios viscerales directos.

b) **Fibras nerviosas espinales ó motrices.** — Los importantes experimentos fisiológicos de Langley probaron hace tiempo la existencia, en el sistema simpático, de dos órdenes de fibras motrices : unas llegadas de la médula espinal con las raíces anteriores y terminadas en los ganglios simpáticos (*fibras preganglionicas* de este autor, *motrices de primer orden* de Kölliker); y otras, nacidas en las células simpáticas, incorporadas á los pares raquídeos con los *rami communicantes* grises, y terminadas en las vísceras y músculos lisos (*fibras post ganglionicas* de Langley, *motrices de segundo orden* de Kölliker).

Fundóse Langley para hacer la precedente distinción en muchos, hábiles y demostrativos experimentos fisiológicos efectuados en los animales envenenados con la nicotina. Esta substancia tiene la curiosa propiedad de paralizar el cuerpo de las neuronas simpáticas, dejando subsistente la conductibilidad de las fibras de los ganglios raquídeos y de las ramas viscerales ó periféricas simpáticas. Por ejemplo : en el gato nicotinizado la excitación de los *rami communicantes* blancos, por donde vienen al foco las fibras de origen medular, no da resultado alguno, á causa de hallarse paralizados los elementos simpáticos subordinados; mas si se estimulan los ramos simpáticos incorporados á los pares raquídeos (comunicantes grises), sobrevienen reacciones motrices en el aparato vascular correspondiente, y señaladamente en una determinada faja cutánea de *arrectores pilorum* ; con lo que el pelo del animal se eriza, tomando un aspecto particular. Estos efectos lógranse también en el animal no envenenado, con tal de estimular las raíces medulares simpáticas; pero en tal caso la reacción motriz periférica suele ser mucho más exten-

sa, resultado que Langley interpreta muy discretamente, admitiendo que las citadas fibras de origen medular entran en relación, mediante colaterales, con varios ganglios de la cadena simpática.

Esta dualidad del sistema motor simpático (reductible como se ve á dos neuronas escalonadas, la *medulo-simpática* y la *simpatico-visceral*), así como la admisión teórica de colaterales pluriganglionicas en las citadas fibras motrices de primer orden ó medulo-simpáticas, han sido comprobadas en el terreno anatómico por nosotros, así como por Retzius, van Gehuchten, Kölliker, etc. En efecto, nuestras observaciones (1) han puesto de manifiesto la existencia, en los ganglios simpáticos, de dos clases de arborizaciones nerviosas: 1.ª, arborizaciones colaterales emanadas de tubos longitudinales que atraviesan varios focos (fig. 870, K, J); 2.ª, arborizaciones terminales procedentes de tubos llegados de la raíz motriz correspondiente (fig. 870, *g*).

Arborizaciones nerviosas colaterales.—Son muy fáciles de observar en los cortes longitudinales de los ganglios simpáticos del embrión de pollo del décimocuarto día en adelante. Como se ve en la fig. 870, K, J, nacen tales ramas en ángulo recto, del curso de fibras longitudinales continuadas con el cordón de unión, y después de varias dicotomías, se descomponen en una extensa arborización terminal, en contacto con numerosas células simpáticas. Cada tubo longitudinal puede suministrar á un mismo ganglio dos ó tres colaterales; pero existen también conductores que no parecen emitir rama alguna; quizá pertenezcan á fibras simpáticas nacidas en ganglios inmediatos.

Arborizaciones terminales de fibras aferentes. — En nuestro primer trabajo sobre el gran simpático pusimos de manifiesto dos clases de arborizaciones nerviosas terminales: arborizaciones continuadas con tubos longitudinales de los ganglios simpáticos, tubos cuyo origen no pudimos determinar, inclinándonos entonces á estimarlos como fibras simpáticas nacidas en vecinos ganglios; y ramificaciones originadas de fibras nerviosas llegadas con los *rami communicantes* y procedentes de la médula espinal. Hoy, teniendo en cuenta los resultados de las experiencias fisiológicas de Langley y habiendo observado que los cordones longitudinales de los ganglios simpáticos (cordones de unión) contienen un gran número de tubos medulados arribados de los *rami communicantes* blancos, y emanados verosímilmente de la médula espinal, estimamos probable que ambas especies de arborizaciones pertenezcan á fibras motrices; sin otra diferencia que las unas terminaríanse inmediata y exclusivamente en el ganglio, por cuyo ramo comunicante caminan, mientras que las otras, es decir, las procedentes del cordón longitudinal, corresponde-

(1) *S. R. Cajal*: Pequeñas contribuciones al conocimiento del sistema nervioso, etc. *I. Estructura y conexiones de los ganglios simpáticos*, 20 Agosto, 1891. Barcelona.

rían á fibras motrices relacionadas con dos ó más ganglios simpáticos. Por lo demás, estas arborizaciones han sido también observadas por Lenhossék en los embriones de pollo, así como por Van Gehuchten, Kölliker y L. Sala en los mamíferos.

Nidos pericelulares.—Ya Aronson y Retzius notaron hace tiempo arborizaciones nerviosas pericelulares en los ganglios simpáticos del cone-

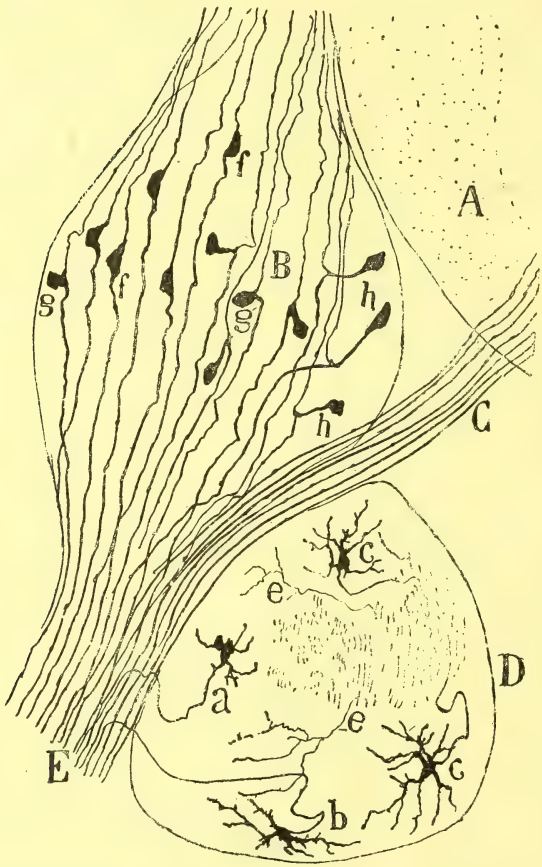


Fig. 872. — Corte transversal de un par raquídeo y de los ganglios simpático y sensitivo de un embrión de pollo.—A, médula espinal ; B, ganglio raquídeo ; D, ganglio simpático vecino ; C, raíz anterior ; *a* y *b*, células simpáticas cuyos axones iban al par raquídeo ; *c*, células cuyo axon ingresaba en el cordón longitudinal ; *e*, colaterales de éste.

jo. Mencionadas y sumariamente descritas por nosotros en los mamíferos (1), han sido mejor estudiadas después por Van Gehuchten, Luigi, Sala, v. Lenhossék y Kölliker en los animales de pocos días, singularmen-

(1) *S. Ramón Cajal* : Notas preventivas sobre la retina y gran simpático de los mamíferos. Barcelona, 1891.

— Véase también : Los plexos y ganglios nerviosos del intestino, etc., 1893.

te en el gato, donde suelen obtenerse buenas impregnaciones con el método de Golgi. El nido proviene unas veces de una sola fibra aferente, cuyas ramillas varicosas rodean toda la célula; pero más á menudo, conforme representan L. Sala y Kölliker, participan en él varios tubos nerviosos aferentes, con lo que la cesta terminal aparece mucho más complicada. En fin, obsérvanse también nidos en pléyade, eslabonados, que parecen servidos por ramificaciones de un grupo especial de conductores aferentes. Aunque no se ha dado la prueba decisiva, se cree que las referidas terminaciones provienen de tubos motores de origen medular (*fibras preganglionicas* de Langley).

Por lo demás, las ramificaciones de los tubos nerviosos aferentes obsérvanse muy bien en los preparados del método de Ehrlich. Así cuando se examina (fig. 868, *b*) un corte longitudinal de un ganglio simpático de gato, se nota que en la entrada misma del contingente de las fibras medulares, existen numerosas bifurcaciones en Y, y algunas colaterales nacidas al nivel de estrangulaciones. Las bifurcaciones disminuyen á medida que los tubos ganan las regiones centrales del foco, en las cuales subsiste, sin embargo, la emisión de colaterales.

La existencia de divisiones permite distinguir fácilmente, según hizo notar ya L. Sala con referencia á los preparados de Golgi, los tubos medulados ó motores de origen espinal de las fibras simpáticas ó de Remak, que, salvo casos rarísimos, permanecen indivisas durante todo su itinerario intraganglionico.

c) **Fibras sensitivas.** — Los autores, y singularmente Kölliker, admiten en los ganglios simpáticos la existencia de tubos sensitivos brotados en los ganglios raquídeos y llegados con los *rami communicantes* blancos. En nuestros preparados de la médula del embrión de pollo hemos comprobado también el arribo á los ganglios simpáticos de tubos recios procedentes del foco sensitivo vecino; pero la rareza del caso no nos ha permitido estudiar convenientemente el origen y terminación de tales conductores, los cuales, como presume dicho sabio, no harían sino atravesar los focos simpáticos para terminarse en las superficies mucosas.

Células de neuroglia. — Entre los haces nerviosos, así como en los plexos dendríticos intercelulares, obsérvanse, acá y allá, en los preparados de Nissl, núcleos pequeños ovoideos, rodeados de escasa cantidad de protoplasma pálido. Los datos que poseemos sobre la morfología de tales elementos son muy precarios á causa de la gran resistencia que ofrecen á la impregnación por el cromato argéntico. Sólo en un caso hemos logrado impregnarlas, mostrándose, en su mayoría de figura triangular ó fusiforme, con escasas, groseras y poco ramificadas expansiones.

GANGLIOS SIMPÁTICOS PERIFÉRICOS Ó VISCERALES

Todos los principales órganos de la vida vegetativa, tales como el intestino, estómago, corazón, arterias, vejiga y glándulas, poseen ganglios simpáticos especiales; pero hasta ahora los mejor estudiados son los del intestino, donde constituyen una formación de extraordinaria riqueza neuronal. En la exposición siguiente, comenzaremos, pues, por los ganglios y plexos intestinales.

Ganglios y plexos intestinales. — Como es bien sabido, desde las investigaciones de Meissner (1) y Auerbach (2), el tubo intestinal posee, además de los nervios llegados del gran simpático general y acaso de otros de origen medular, un sistema nervioso propio, constituído por dos plexos ganglionares: uno situado entre las dos capas de fibras de la membrana muscular *(plexo de Auerbach ó mientérico externo)*; otro colocado por fuera de la zona glandular, en el seno del tejido conectivo submucoso *(plexo de Meissner ó mientérico interno)*. La presencia de estos centros explica el automatismo de los movimientos intestinales.

Las investigaciones de Drasch (3), nuestras (4) y de Müller (5), añaden todavía á esos ganglios y plexos importantes, otros tres de menor cuantía, que pueden designarse: *plexo submuscular*, *plexo interglandular* y *plexo intravilloso*. De todos ellos trataremos sumariamente.

Plexo de Auerbach. — Situado, como dejamos dicho, entre la túnica muscular de fibras longitudinales y la de fibras circulares del intestino delgado, consta de una infinidad de ganglios ovoideos, fusiformes ó poligonales, unidos entre sí mediante cordones anastomóticos. El conjunto, según se aprecia en la figura 873, forma una malla continua y plana que se prolonga á lo largo de todo el intestino, extendiéndose hasta el estómago y recto.

En estos ganglios hay que considerar: las *células nerviosas*, los *cor-*

(1) *Meissner*: Ueber die Nerven der Darmwand. *Zeitschr. f. ration. Medic.* N. F. Bd. VIII. 1857.

(2) *Auerbach*: Ueber einen. Plexus myentericus, einen bisher unbekannten ganglio-nervösen Apparat im Darmcanal der Wirbelthiere. Breslau, 1862. *Arch. f. pathol. Anat. Physiol.* XXX.

(3) *Drasch*: Beitrage zur Kenntniss des feinerem Baues des Dünndarms, etc. *Sitzungsber. d. Kaiserl. Akad. Wissenschaften.* Bd. 82. III. Abtheil, Wien , 1880.

(4) *Cajal*: Nuevas aplicaciones del método de Golgi. Septiembre de 1889. Barcelona.

— Los ganglios y plexos nerviosos del intestino de los mamíferos, etc. 25 Noviembre 1895. Madrid.

(5) *E. Müller*: Zur Kenntniss des Ausbreitung und Endigungsweise der Magen Darm und Pancreas Nerven. *Arch. f. mikros. Anat.* Bd. XI.

dones de unión, los *ramos musculares* y los *haces comunicantes* con los plexos profundos.

1.° *Células nerviosas.*—Son corpúsculos multipolares, según reconocieron ya los antiguos histólogos (Henle, Schwalbe, Ranvier, Toldt, etcétera), voluminosas y dispuestas sin orden en el espesor de cada foco. El número de elementos varía con la talla del animal y hasta con el

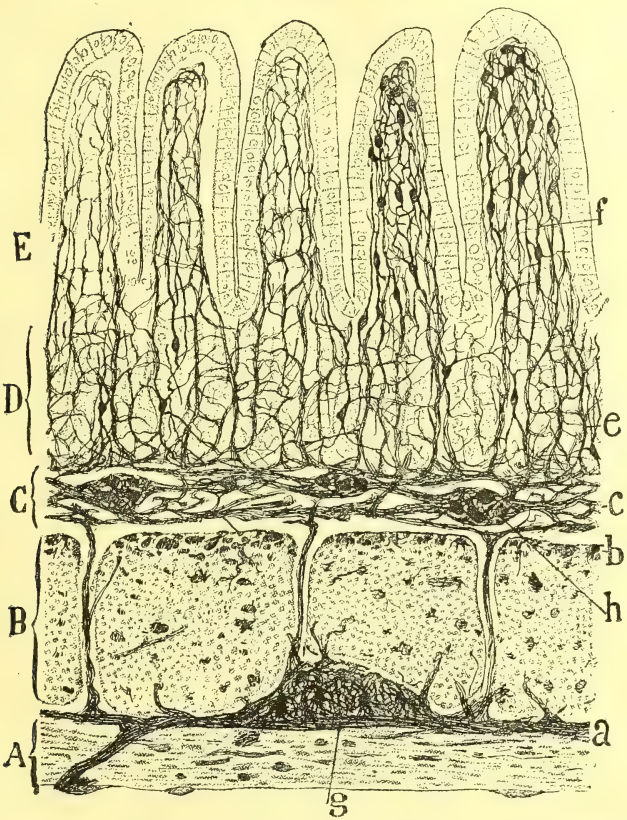


Fig. 873. — Corte longitudinal del intestino delgado del conejillo de Indias (figura semi esquemática destinada á presentar la totalidad de los plexos y ganglios del intestino). — A, capa de las fibras musculares longitudinales ; B, capa de fibras musculares circulares ; C, tejido conjuntivo submucoso, con el plexo y ganglios de Meissner ; D, capa de las glándulas de Lieberkühn ; E, vellosidades ; *a*, plexo de Auerbach ; *g*, ganglio de Auerbach ; *b*, plexo muscular profundo cortado de través ; *c*, fascículos del plexo de Meissner ; *e*, haces del plexo peri-glandular ; *f*, plexo intravilloso.

espesor de las túnicas musculares; hay ganglios (perro, gato) compuestos de diez ó más células; mas lo común, por lo menos en el conejo y cavia, es que no pasen de cinco ó seis, pudiendo en las más pequeñas nudosidades del plexo contarse dos ó tres.

Examinados en los preparados de Nissl, revelan tales corpúsculos nú-

cleo voluminoso portador de uno ó dos nucleoles, protoplasma abundante sembrados de finos grumos cromáticos y membrana delicadísima y apenas perceptible. El método del nitrato de plata reducido revela alguna vez, entre los grumos cromáticos, finas neurofibrillas dispuestas en plexos y redes complicados.

En los reptiles (*Lacerta*) entorpecidos por el frío invernal, este retículo como el de las células de la médula, gana en espesor y se hace más perceptible (1).

El análisis morfológico exige el empleo de los métodos de Ehrlich y Golgi. Las investigaciones efectuadas por Dogiel en el intestino de los mamíferos y las nuestras realizadas con el cromato argéntico, han puesto de manifiesto la existencia de dos tipos celulares, bajo el aspecto de la forma y comportamiento de las expansiones: *la célula de Dogiel de dendritas cortas*, y la *célula estrellada de dendritas larguísimas.*

a) Células de Dogiel. — Descritas primeramente por este sabio (2), bajo la designación de *corpúsculos motores* y confirmados por La Villa (3), Kölliker y nosotros, tales elementos ofrecen caracteres sumamente típicos, que permiten distinguirlos al primer golpe de vista de las otras categorías celulares. He aquí cómo los describe La Villa, que ha hecho de ellos un buen análisis, con el cual estamos completamente de acuerdo.

«Estos elementos son extraordinariamente abundantes en los preparados de Ehrlich, faltando por completo en los de Golgi, por lo cual no es de extrañar que Cajal no los haya mencionado. El soma atrae fuertemente el azul de metileno, así como las dendritas que aparecen cortas, verrugosas, de aspecto granuloso, libremente terminadas dentro del ganglio y á menudo cubiertas de apéndices vellosos. No todas las células poseen igual aspecto, cabiendo discernir algunas modalidades que mostramos en la fig. 874».

«Uno de los tipos más curiosos es el monopolar (fig. 874, A). El soma es piriforme, exento de expansiones ó simplemente cubierto de breves verrugosidades; de un lado brota una prolongación cónica, áspera de contorno y revestida de apéndices espinosos, la cual se adelgaza progresivamente, se torna lisa y varicosa, y, ya convertida en axon, sale del ganglio é ingresa en un haz del plexo de Auerbach».

«Otra de las variantes morfológicas, y acaso la más común, es el tipo estrellado, pero con breves, recias y verrugosas expansiones (D, E, F). Algunas de éstas pueden dicotomizarse una ó dos veces, pero las ramas

(1) *S. R. Cajal:* Sobre las variaciones normales y patológicas de las neurofibrillas. *Trab. del Lab. de Inv. biol.*, fasc. I, 1904.

(2) *Dogiel*: Zur Frage uber den Ganglien des Darmgeflechte, &. *Anat. Anzeiger*, nº 16, 1895.

(3) *La Villa*: Estructura de los ganglios intestinales. *Rev. trim. micrógr.*, t. II, 1897.

resultantes nunca alcanzan mucha longitud. La terminación libre de estas ramas protoplásmicas es evidentísima, hasta el punto que Dogiel, acérrimo partidario de la teoría de las redes protoplásmicas, se abstiene en este caso de hablar de anastomosis».

«Otro es el tipo de expansiones cortas y verrugosas, frecuentísimo en el



Fig. 874.—Ganglios del plexo de Auerbach del intestino del conejo de un mes. Método de Ehrlich. — A, células monopolares con axon ; B, células de largas radiaciones ; C, células monopolares con excrecencias cortas ; D, E, F, células con dendritas y axon ; H, otra célula de largas radiaciones ; I, colateral intraganglionar de un axon. (Tomada del trabajo de La Villa).

gato, en el cual se presentan á menudo aplanados y con caracteres tales, que si no fuera por el axon, se confundirían con elementos conectivos ó endoteliales (C). En el conejo y conejillo de Indias es también abundante, pero sus prolongaciones dendríticas nos han parecido algo más largas y

con tendencia á las dicotomías. En todo caso, el trayecto originario del axon es cónico, áspero y cubierto de apéndices triangulares granulosos».

«Finalmente, existen tipos de expansiones más largas y ramificadas, aunque sin traspasar la extensión del ganglio ; el axon brota del cuerpo ó del curso de alguna recia dendrita».

El axon abandona generalmente el ganglio donde reside la célula de origen sin suministrar colaterales para los corpúsculos compañeros ; luego se incorpora á un haz y atraviesa uno, dos y hasta tres ganglios. En algunos casos, como ha indicado Dogiel, al pasar por un ganglio vecino abandona en éste una colateral ; á veces se trata de una bifurcación, marchando las dos ramas resultantes por haces distintos del plexo de Auerbach».

b) *Células estrelladas de largas expansiones.*—Señaladas primeramente por nosotros (1) en los plexos intestinales de la rana y después en el intestino de los mamíferos (2), y confirmadas por Dogiel, Kölliker y La Villa, caracterízanse por la particularidad de que todas las expansiones son largas, varicosas, poco ó nada ramificadas, emergiendo del ganglio con los cordones de unión y perdiéndose en el plexo de Auerbach de un modo desconocido (fig. 874, B). En sentir de Dogiel, tales elementos poseerían, á pesar de la aparente ausencia de diferenciación de expansiones, dos órdenes de prolongaciones : el *axon*, liso, ramificado en los ganglios inmediatos y conexionado con el tipo anterior ó célula motriz ; y las *dendritas*, expansiones colosales, larguísimas, las cuales emergen del foco, ganan primeramente los cordones de unión é ingresan finalmente con los ramos comunicantes en la mucosa intestinal, en cuyas vellosidades se terminan á la manera de las ramillas sensitivas de la piel y mucosas.

Nuestras observaciones en preparados de Ehrlich y de Golgi no nos permiten confirmar el dictamen de Dogiel, ni resolver definitivamente el problema de la morfología y conexiones de los referidos elementos. En nuestros preparados (fig. 874, B), preséntanse dichas células de largas radiaciones, exíguas en número con relación á las anteriores, de tamaño considerable y provistas de tres, cuatro y más expansiones gruesas, las cuales, después de algunas dicotomías, se resuelven en fibras varicosas que mantienen largo trecho su individualidad. De entre ellas algunas palidecen, y se diría terminan dentro del ganglio, aunque esta terminación pudiera ser mera apariencia debida á impregnación incompleta : otras ramas, en número de dos ó tres emergen del foco, ganan los cordones comunicantes y asaltan vecinos ganglios, donde ignoramos cómo terminan. Conforme ha indicado La Villa, algunas de estas ramas largas se bifurcan y emiten colaterales al abordar los ganglios próximos. Pero en ningún caso cabe seguir, por lo laberíntico y extenso del trayecto, ni en los

(1) *S. R. Cajal*: El plexo de Auerbach de los batracios, Febrero, 1892.
(2) Los ganglios y plexos nerviosos del intestino, etc., 1893.

cortes oblícuos ni en los transversales, una expansión hasta la capa glandular del intestino, y menos todavía hasta el epitelio. Creemos, pues, que la opinión de Dogiel es una mera concepción del espíritu, inspirada quizás en la fisiología, que exige, para explicar el automatismo del intestino, la participación en el arco nervioso excito-reflejo de una neurona sensitiva autóctona colectora de las impresiones táctiles de la mucosa.

No pretendemos negar con todo eso la existencia de un cilindro-eje en los corpúsculos de largas radiaciones; afirmamos solamente, que el criterio morfológico no es bastante en este caso para resolver la cuestión ni cabe utilizar tampoco, por dificultades técnicas insuperables, el de las conexiones, único decisivo é inapelable para la determinación de la dualidad funcional. Por tanto, no excluímos en absoluto ninguna hipótesis racional, con tal que armonice con los hechos precisos actualmente conocidos. Y aun nos aventuraríamos á conjeturar, que las citadas células son motrices como las otras, pero con la diferencia de que, así como las de cortas radiaciones poseen dendritas terminadas dentro de un foco, los elementos que nos ocupan estarían provistos, aparte del axon, de dos categorías de expansiones protoplásmicas: algunas (que pueden faltar), acabadas en el foco donde reside el soma, y otras más numerosas y largas destinadas á arborizarse en los vecinos ganglios. Las primeras células, ó corpúsculos de Dogiel, recibirían por sus dendritas cortas la arborización de una sola ó de muy pocas fibras nerviosas aferentes; en tanto que las segundas contraerían, gracias á la longitud de sus dendritas, conexiones con numerosas fibras aferentes terminales (axones emanados de la cadena simpática vertebral).

También Kölliker se mantiene en una prudente reserva acerca de la concepción dualista de Dogiel, y tocante á la terminación de las expansiones de las células estrelladas. En sentir del sabio de Wurzburgo, los ganglios intestinales carecen de células sensitivas, y los reflejismos intestinales se explicarían por la existencia en los plexos y mucosa intestinal de fibras sensitivas procedentes de los ganglios cerebro-raquídeos.

Cordones de unión. — Hemos dicho que los focos de Auerbach júntanse en plexo de mallas poligonales, á favor de unos cordones aplanados compuestos de infinidad de fibras nerviosas ameduladas. Al nivel de la inserción del mesenterio, compruébase fácilmente que una buena parte de los citados axones son aferentes y provienen del gran simpático general ó del sistema cerebro-raquídeo; otros representan simplemente la continuación de fibras de Remak nacidas en ganglios de Auerbach inmediatos, y destinadas á arborizarse en territorios musculares alejados.

Fibras aferentes ó exógenas.— Son muy numerosas, generalmente más gruesas que las endógenas, y asaltan ganglios donde forman plexos complicados, circulando ya por entre las células, ya marginalmente.

Como se ve en la figura 875, A, las citadas fibras llegan al intestino reunidas en haces, se separan en fascículos secundarios que asaltan diversos ganglios del plexo de Auerbach, y una vez en el espesor de éstos, se bifurcan repetidas veces, con lo que cada conductor engendra gran caudal de fibras y entra en conexión con un considerable número de

focos nerviosos. En las buenas impregnaciones del método de Golgi, las citadas fibras producen un plexo muy tupido, en el cual existen espacios para el cuerpo de las neuronas.

Al pasar por los ganglios, las citadas fibras exógenas emiten delicados filamentos de curso tortuoso, fuertemente varicosos, que se ramifican repetidamente, constituyendo en torno de las células un plexo tupido de aspecto granuloso. La complicación de los giros y revueltas trazadas por

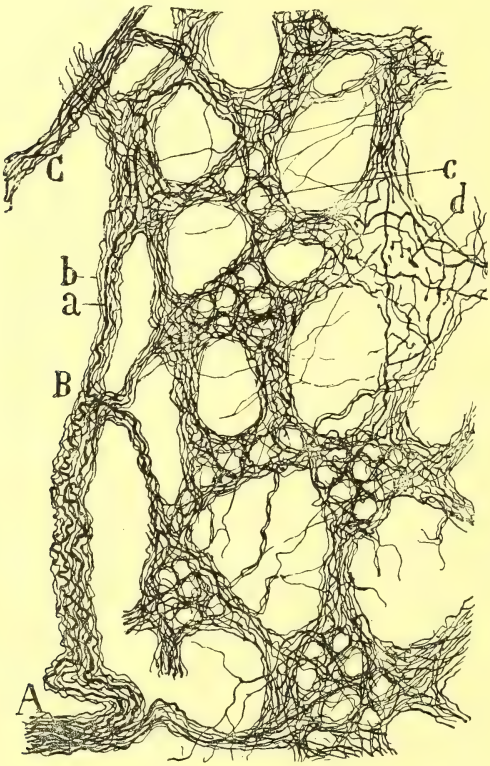


Fig. 875. — Corte paralelo á las túnicas musculares del intestino de la rata de pocos días. Plexo de Auerbach visto de plano con los engrosamientos ganglionares cuyas células no se han teñido. — A, nervio simpático que llegaba con una arteria del mesenterio; B, bifurcación del nervio simpático; C, otro nervio simpático aferente; *a*, fibras simpáticas gruesas; *b*, fibras finas; *c*, hueco para las células nerviosas; *d*, colaterales terminales dentro de los ganglios.

semejantes colaterales, hace dificultosa la total persecución de éstas; no obstante, de algunas (particularmente de las más cortas) podemos afirmar que acaban entre las células á favor de ramitas delicadas, de aspecto arrosariado y guarnecidas de una varicosidad final perfectamente libre. En fin, algunas fibras terminales adelgazadas acaban también por arborizaciones libres del mismo modo que las citadas colaterales (fig. 876, *b*).

Las referidas bifurcaciones y colaterales, descubiertas por nosotros en los preparados del cromato de plata, se observan también en los preparados de Ehrlich, donde las han comprobado Dogiel y La Villa. En tales preparados, coloréanse especialmente las más gruesas, que destacan á veces perfectamente en medio de los cordones y ganglios (los cuales suelen permanecer incoloros), y dejan ver sus bifurcaciones y, aunque más difícilmente, sus colaterales. Naturalmente la extensión enorme de la arborización y los cambios de plano que experimenta cada fibra, hacen imposible resolver si, además de las arborizaciones colaterales y terminales intraganglionicas, existen ramas destinadas á las fibras musculares y plexos profundos.

Fibras endógenas.—Estas fibras, ya mencionadas, no son otra cosa que los axones motores de las dos clases de células antes descritas, axones que antes de abandonar el plexo y abordar las fibras musculares, caminan á menudo de ganglio en ganglio, bifurcándose y emitiendo alguna colate-

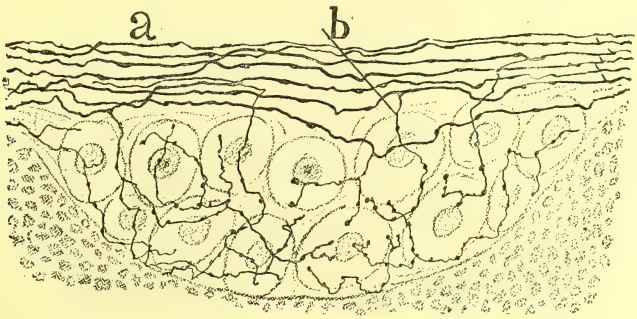


Fig. 876.—Corte longitudinal de un ganglio de Auerbach en que se veían solamente algunas colaterales y un fascículo de fibras de paso ; *a*, fibras de paso ; *b*, una colateral.

ral. Entre ellas contamos también las largas dendritas de los corpúsculos estrellados. Todos estos conductores emergen tarde ó temprano de los ganglios é ingresan en los plexos nerviosos terminales perifasciculares é intersticiales.

Plexos intersticiales ó secundarios.—En las mallas del plexo de Auerbach, así como entre los grandes paquetes de fibro-células de ambas túnicas musculares, hállase un plexo nervioso de angostas mallas, formado por dos elementos: las *fibras nerviosas ó ramos viscerales* emanados de los ganglios de Auerbach, y las expansiones de ciertos corpúsculos nerviosos que llamaremos *neuronas simpáticas intersticiales.*

Neuronas simpáticas intersticiales.—Estos elementos, que se tiñen muy bien, tanto por el azul de metileno como por el cromato de plata, fueron descubiertos por nosotros en el páncreas y en el tubo intestinal de la rana y de los mamíferos, presentándosenos como células fusiformes ó triangu-

lares de pequeña talla, pobres en protoplasma, del cual parten varias expansiones varicosas, larguísimas y de ordinario ramificadas en ángulo recto. Habitan especialmente entre los haces de fibro-células, adosándose á los manojos del plexo intersticial ó secundario; pero se las ve también en el contorno del plexo de Auerbach y en la inmediación de los vasos. Algunas de sus expansiones abandonan los hacecillos nerviosos y marchan independientemente sobre la trama contráctil, siguiendo de pre-



Fig. 877. — Células intersticiales situadas en el plano de los ganglios de Auerbach. Método de Ehrlich.—A, células situadas en las mallas interganglionicas; B, anastomosis entre dos células; C, células marginales ó periganglionicas. (Según La Villa).

ferencia los intersticios musculares y constituyendo un plexo de malla angosta, desigual y frecuentemente incompleta (fig. 877, A). Las últimas ramillas, pálidas y granulosas, parecen conexionarse con las células musculares.

Los corpúsculos intersticiales han sido confirmados por Dogiel, que los descubre también en el contorno de los plexos de Auerbach, y supone que la mayoría de sus expansiones se dirige hacia los vasos. Por su parte

Kölliker, que los ha observado asimismo en preparados del método de Golgi, se inclina á estimarlos como células conectivas dispuestas en red. Pero esta interpretación de Kölliker es inadmisible, según nota La Villa, por las siguientes razones :

«1.ª Los referidos corpúsculos (*células de Cajal* de Dogiel) son fusiformes y espesos, poseen larguísimas expansiones fibrilares ramificadas en ángulo agudo ó recto y dispuestas en plexos de aspecto nervioso; mientras que los elementos conjuntivos afectan, como es sabido, forma laminar y están provistos de expansiones cortísimas, poco ramificadas, aplanadas y extraordinariamente delgadas. 2.ª Las expansiones de dichas células se tiñen intensamente por el azul de metileno, que jamás colorea los corpúsculos conjuntivos. El método de Golgi las impregna también, y en las preparaciones en que aparecen no se muestra nunca ningún corpúsculo conjuntivo. 3.ª Además, son varicosas, y el aspecto varicoso se exagera por la acción del aire ó de otras condiciones anejas al método de Ehrlich, habiendo motivos para presumir que la formación de estas varicosidades, así como la extrema vulnerabilidad protoplásmica que suponen, son cosas peculiares de las prolongaciones neuronales. En todo caso, si fuera cierto que se trataba de elementos conectivos, Kölliker se vería obligado á imaginarlos como una variedad sumamente especial de células conjuntivas, habitante de manera exclusiva en los órganos provistos de plexos nerviosos simpáticos (vasos, glándulas y músculos lisos). Sin pretensiones de dar como cancelada la cuestión, antes bien confesando su gran obscuridad, nosotros nos inclinamos á creer que las citadas células son positivamente neuronas, pero de carácter primitivo, sin diferenciación histológica de expansiones, á la manera de los elementos nerviosos más rudimentarios de la hidra y otros invertebrados».



Fig. 878. — Células intersticiales situadas debajo de la capa de fibras musculares transversales. Método de Ehrlich.

A las razones de La Villa añadiremos nosotros también que los referidos elementos se tiñen en los mamíferos por el método del nitrato de plata reducido, mostrando neurofibrillas mejor desarrolladas todavía que en

los corpúsculos de los plexos de Auerbach. En los reptiles entorpecidos por el frío (lagarto), las neurofibrillas de tales corpúsculos aparecen gigantescas. Es, pues, cuestión resuelta el carácter nervioso de los elemennos intersticiales; no así su fisiologismo, que está todavía envuelto en densa obscuridad.

Terminaciones nerviosas en las túnicas musculares. — Acabamos de ver que los ramos viscerales de los ganglios de Auerbach, escoltados por los elementos intersticiales, engendran un plexo *secundario, perifascicular*, de mallas prolongadas y de cordones flexuosos. Ahora bien, de estos haces se separan fibras independientes que atraviesan los paquetes musculares y se arborizan en sus intersticios, contrayendo las últimas ramillas íntimo contacto con la membrana celular. El plexito así formado dentro de los paquetes llámase *plexo terminal ó intersticial.*

El modo de terminación de las fibras simpáticas en los músculos lisos, ha sido un tema muy controvertido. Hé aquí algunos pareceres autorizados :

a) *Las fibras nerviosas terminan por redes intercelulares, cuyas finas trabéculas ensartan el nucleolo de las fibro-células.* — Tal fué la opinión de Arnold (1), que admitía además en los músculos de fibra lisa la existencia de los tres plexos nerviosos antes referidos. Estos plexos fueron ya indicados por Klebs (2). A dicho dictamen suscribió Loewit (3), salvo que admitió la unión de las redes terminales con el núcleo y suponía que la fibro-célula está comprendida en una malla del retículo.

b) *Las fibras nerviosas, sucesivamente ramificadas, se terminan libremente en el nucleolo de las células musculares.* — Esta fué la opinión de Frankenhauser (4). En vez de terminación nuclear, Hénoque (5) defendía una terminación libre intraprotoplasmática.

c) *Las fibras nerviosas terminan, ó por verdaderas placas motrices ó á favor de diminutas arborizaciones llamadas manchas motrices.*— La primera opinión fué defendida por Krause (6), la segunda por Ranvier (7).

d) *Las fibras nerviosas acaban por filamentos libres, engruesados en su extremidad, y situados encima de las fibro-células.*—A este parecer se inclinan, con ligeras variantes, todos los que en estos últimos años han tra-

(1) *Arnold*: Artículo: Gewebe der organischen Muskeln del Stricker's. Handbuch der Lehre von der Geweben. Leipzig, 1871.

(2) *Klebs*: Die Nerven der organischen Muskelfasern. *Wirchow's Arch.* Bd. XXXII.

(3) *Loewit*: Die Nerven der glatten Musculatur. *Accad. von Wisenschaft zu Wien.* 3.° Class. Bd. LXXI, 1875.

(4) *Frankenhauser* : Die Nerven der Gebärmuteer und ihre Endigung in den glatten Muskelfasern. Jena, 1867.

(5) *Henoque* : Du mode de distribution et de terminaison des nerfs dans les muscles lisses. Paris, 1870.

(6) *Krause:* Die Nervenendigungen in den glatten Muskeln. *Arch. de Reichert y Du Bois-Reimond*, 1870.

(7) *Ranvier* : Leçons d'Anatomie générale, etc. Appareils nerveux terminaux des muscles de la vie organique, etc.; París, 1880, pág. 501.

bajado con los métodos de Ehrlich y Golgi, tales como Arnstein (1), Cajal (2), Retzius (3), Berkley y Müller.

Por nuestra parte, las nuevas investigaciones que, con ayuda del método de Golgi, hemos emprendido en el intestino, confirman plenamente las que hace varios años ejecutamos con el de Ehrlich. Después de confirmar la existencia de los tres plexos, fundamental, secundario é intersticial de Arnold, decíamos (4) en nuestro *Manual de Histología:* «Las fibrillas más finas del plexo intersticial, ocupan el cemento de unión de las fibro-células, y se terminan por extremidades libres, siendo imposible advertir, en las mejores preparaciones, otro modo de unión más íntima con el protoplasma contráctil. Así que, á nuestro juicio, ni existen las redes terminales, descritas por ciertos autores, ni las *manchas motrices* señaladas por Ranvier». Y más abajo, refiriéndonos á las fibras nerviosas de la vejiga de la rana, añadíamos: «Por fin, uno ó varios cilindro-ejes, independientes, abordan un hacecillo muscular, recorriéndolo comunmente en zig-zag, y después de un curso más ó menos largo, se descompone en hebras finísimas, varicosas, paralelamente dirigidas á las fibro-células. Estas hebras, examinadas á grandes aumentos, aparecen constituídas por gránulos redondos, fuertemente teñidos de azul, y unidos entre sí por un hilo de materia granulosa menos coloreada. La terminación de las fibras tiene lugar por extremidades libres, en las que se muestra con frecuencia una esférula algo mayor, que parece aplicada á la superficie de las fibro-células». Iguales ó casi iguales descripciones, han hecho Arnstein, Retzius, Müller y Berkley.

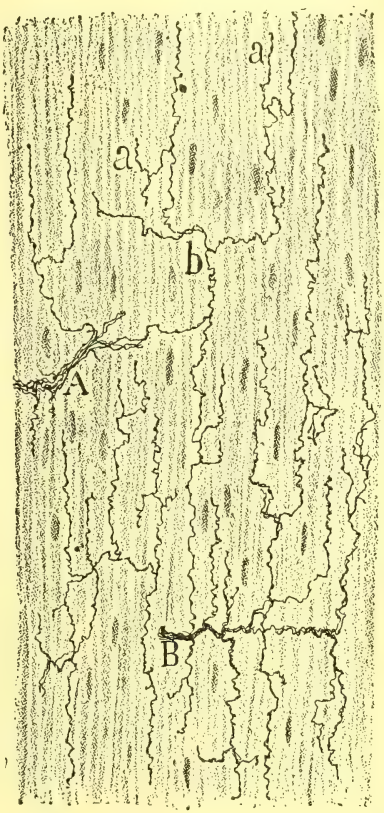


Fig. 879.—Corte paralelo á las fibras musculares circulares del intestino del conejillo de Indias. A, B, fascículos que venían del plexo muscular profundo; *b*, fibra nerviosa terminal; *a*, últimos ramitos acabados por una varicosidad.

Como puede verse en la fig. 879, *b*, que representa un trozo de la capa

(1) *Loc. cit.*

(2) *Cajal*: Manual de Histología normal, etc., primera edición; Valencia, 1869.

(3) *Retzius*: Biologische Untersuchungen. Zur Kenntniss der motorischen Nervenendigungen. Neue Folge. III; Stockholm, 1892.

(4) *S. Ramón Cajal:* Manual de Histología normal y técnica micrográfica. Valencia, 1889, pág. 577.

de fibras musculares circulares del duodeno, los más finos filamentos nerviosos del plexo intramuscular, corren paralelamente á los corpúsculos contráctiles, se ramifican repetidas veces de preferencia en ángulo recto, y sus últimos ramúsculos acaban sobre el protoplasma muscular, á favor, ya de un cabo redondeado, ya de una varicosidad libre (fig. 879, *a*).

Por lo común, cada fibrilla nerviosa separada de un hacecillo, origina, merced á sus ramificaciones, una extensa arborización, cuyas ramas varicosas y flexuosas, pueden tocar un gran número de elementos. Una de

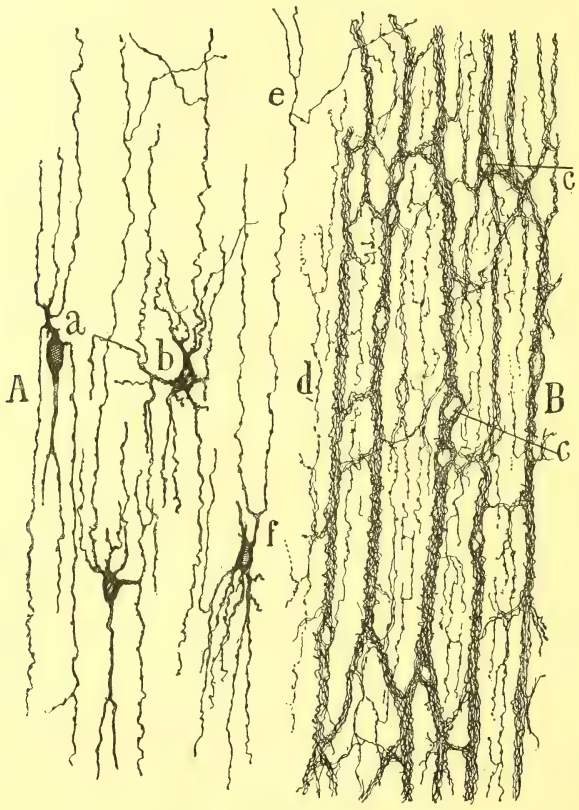


Fig. 880. — Plexo muscular profundo del intestino del conejillo de Indias. Examen en cortes paralelos á la túnica muscular. — A, células nerviosas ; B, hacecillos del plexo.

las disposiciones más comunes, es la representada en *b* (fig. 879), donde un tallo de origen se bifurcaba en ángulo recto, engendrando dos arborizaciones terminales, cuyas ramitas marchaban en opuesto sentido.

Plexo muscular profundo.—En las preparaciones completamente impregnadas por el método de Golgi, se advierte, por dentro de la túnica muscular de fibras transversales, un plexo muy rico, cuyos hacecillos son, en su inmensa mayoría, paralelos á las células contráctiles (fig. 880, B).

Los haces se caracterizan por su dirección flexuosa, á menudo en zigzag, y por el apretamiento de sus fibras nerviosas. Distínguense en gruesos y delgados: los primeros forman un plexo de extensas mallas longitudinales, en el área de las cuales constituyen los segundos un plexo secundario más fino. Los gruesos haces únense entre sí, á favor de trabéculas ya oblícuas, ya transversales, y no es raro ver un espeso manojo dividirse en dos ramas oblícuas que se incorporan á trabéculas vecinas (fig. 880, B). Tanto de los haces espesos como de los delgados, se desprenden fibras y manojitos que penetran en el espesor de la túnica muscular inmediata, contribuyendo á formar el plexo intersticial situado entre los manojos de fibro-células.

Células nerviosas.—Pertenecen á la categoría de las intersticiales antes descritas, y son corpúsculos pequeños, generalmente fusiformes, á veces triangulares ó estrellados; residen en el espesor y á lo largo de los fascículos gruesos, pero se les ve también en los kiasmas y anastomosis de aquéllos. En general, nos ha parecido notar que las células alargadas yacen á lo largo de los fascículos, mientras que las estrelladas prefieren los kiasmas y hasta los espacios libres de fibras nerviosas.

El paraje donde habitan las células, puede observarse muy bien en las preparaciones donde sólo se han teñido las fibras nerviosas del plexo (fig. 880, *c*). En el espesor de los gruesos manojos, se muestran, de trecho en trecho, unos huecos á cuyo nivel las fibras se apartan, sin ramificarse ni suministrar colaterales, y donde se alojan las referidas células. Dichos corpúsculos afectan disposición multipolar y sus expansiones ingresan en el plexo adjunto que contribuyen á complicar.

Esta disposición prueba que, en los músculos de fibra lisa, existen en realidad dos clases de ramificaciones: las *principales* y más numerosas que emanan de los corpúsculos gangliónicos grandes (plexo de Auerbach) y las *accesorias* que brotan de los elementos intersticiales. La proporción exacta de ambos factores y el papel que en la excitación del elemento contráctil desempeñan, no está todavía dilucidado. No consideramos, sin embargo, temerario conjeturar que las consabidas células intersticiales representan un elemento subordinado de las fibras de los ganglios simpáticos. El impulso aportado por éstas, produciría en aquellas células una descarga complementaria, capaz de vigorizar la contracción ó de hacerla más duradera. En una palabra, los elementos intersticiales vendrían á ser homólogos, bajo el aspecto dinámico, de los corpúsculos de axon corto del eje cerebro-raquídeo.

Plexo de Meissner.—Este plexo, situado entre la capa glandular y la de fibras transversales, se compone de hacecillos nerviosos entrecruzados y de pequeños ganglios correspondientes á los puntos nodales.

a) **Hacecillos.**—Cada fascículo de este plexo encierra fibras gruesas y fibras finas, íntimamente ligadas entre sí á favor de un cemento que,

en las impregnaciones irregulares, se tiñe en castaña por el cromato argéntico.

Persiguiendo suficientemente cada fascículo, se llega siempre á uno ó varios entrecruzamientos, á cuyo nivel los cilindros-ejes cambian de lugar, constituyendo kiasmas complicados. En éstos, como ya ha demostrado Müller, y dejan percibir las preparaciones al cloruro de oro, no se ven jamás anastomosis. Al nivel de los kiasmas, se advierte que algunas fibras se bifurcan (fig. 881, *e*); las ramas resultantes, cuyo diámetro suele ser igual (hay excepciones), pasan á formar parte de haces distintos. No faltan tampoco filamentos no ramificados, que saltan de un manojo á otro, contorneando en asa la periferia del kiasma, y sin sufrir entrecruzamiento. Estas ramificaciones han sido confirmadas por Dogiel y La Villa.

Ramas comunicantes ó perforantes. — Los autores mencionan haces que ponen en comunicación los distintos plexos intestinales. Tales fascículos comunicantes, que pueden estudiarse bien, tanto en los cortes longitudinales como en los tangenciales y oblícuos, distínguense en delgados y gruesos. Los *gruesos* constan de seis, ocho ó más fibras, cruzan ya vertical, ya oblícuamente la capa de fibro-células circulares, y acaban mezclando sus filetes, ya con los ganglios de Auerbach, ya con los robustos fascículos del plexo de este nombre (fig. 883, *d*).

Los *delgados* constan de dos á cuatro fibras, rara vez de más. A menudo, están representados por un solo filamento desprendido de un ganglio de Meissner. La fibra ó hacecillo perforante se desliza oblícuamente por el tejido conjuntivo subglandular, y se incorpora á los fascículos transversales del plexo *muscular profundo* (fig. 883, *e*).

b) **Ganglios.** — Los ganglios de Meissner presentan un tamaño muy variable; en el conejo de Indias los hay tan diminutos que constan solamente de una ó dos células; los mayores encierran seis ú ocho corpúsculos nerviosos. Tres cosas hay que considerar en todo ganglio: las fibras nerviosas de paso, las colaterales de éstas y los corpúsculos ganglionares.

Fibras aferentes y de paso. — Los ganglios de Meissner están recorridos á la manera de los de Auerbach, por un sistema de fibras gruesas de Remak, llegadas, á través de las túnicas musculares, con los cordones comunicantes establecidos entre ambos plexos principales. A su paso por los focos de Meissner, algunas fibras de este género se bifurcan, cruzándolos sin emitir colaterales. Pero en otros casos suministran una, dos ó más colaterales cortas, varicosas, nacidas en ángulo recto y generadoras de un plexo terminal varicoso en íntimo contacto con las células nerviosas (fig. 881, C). No es raro reconocer que las fibras aferentes proveen de ramillas colaterales á varios ganglios. En fin, el tubo mismo se descompone alguna vez dentro de un ganglio en una ramificación terminal complicada y varicosa.

Las mencionadas colaterales y terminales descubiertas por nosotros (1) han sido confirmadas por Dogiel y La Villa en preparados del azul de metileno. En cuanto á la naturaleza de los conductores de origen, La Villa no se pronuncia, mientras que Dogiel y Kölliker sostienen que provienen de la médula espinal, correspondiendo, por tanto, á las *fibras preganglió·nicas* de Langley, opiniòn, de acuerdo por otra parte, con la doctrina de este fisiólogo, el cual niega la existencia de fibras simpáticas motrices intercalares, es decir, nacidas en los ganglios de la cadena general y terminadas en los focos de Auerbach y de Meissner. En realidad, la cuestión no puede resolverse en el terreno anatómico y las razones alegadas

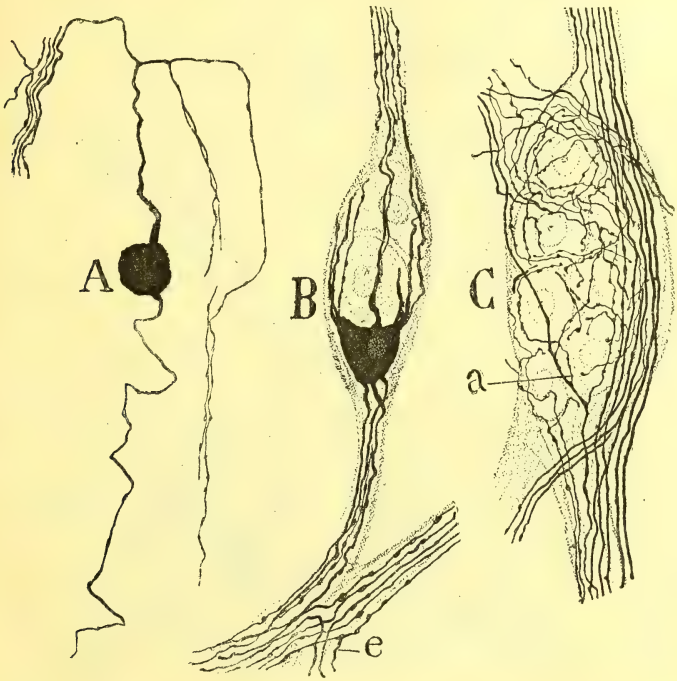


Fig. 881. — Células de los ganglios de Meissner del conejillo de Indias. — A, una célula bipolar ; B, célula multipolar de un pequeño ganglio ; C, ganglio de Meissner con fibras de paso y colaterales ; *a*, fibra que daba tres colaterales ; *e*, bifurcación de una fibra en un kiasma.

por Langley contra la existencia de las fibras motrices intercalares, no son convincentes. De suerte que las referidas fibras (que por cierto carecen de mielina y resultan, por tanto, fibras de Remak), lo mismo podrían representar conductores medulares que tubos nacidos en el gran simpático general.

Células nerviosas. — Como reconocimos nosotros y han confirmado Dogiel, Kölliker y La Villa, trátase de elementos espesos, de forma va-

(1) *Cajal:* Los plexos y ganglios del intestino, etc., 1893.

ria y en su mayoría multipolares y provistos de larguísimas expansiones en parte terminadas, al parecer, dentro del foco, en parte prolongadas por los hacecillos de unión y perforantes hasta el plexo periglandular inmediato ó hasta focos alejados, donde la impregnación se pierde y las fibras aparecen accidentalmente interrumpidas. En una palabra, nuestras observaciones sólo nos han permitido sorprender en los ganglios de Meissner, la célula estrellada ó de largas radiaciones de los focos de Auerbach. En cambio, Dogiel describe sus dos tipos celulares : el *motor* ó de dendritas cortas acabadas dentro del foco, y el *sensitivo* ó de largas radia-

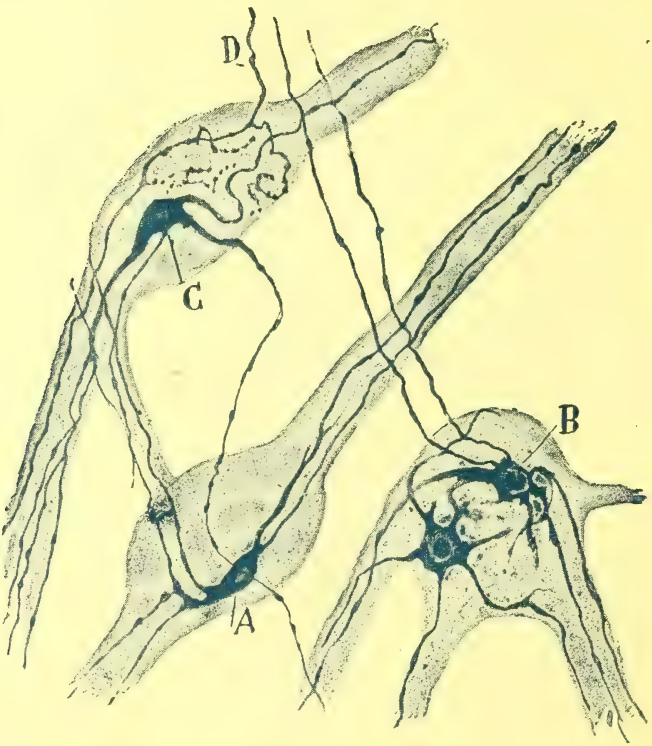


Fig. 882.—Células del plexo de Meissner. Método de Ehrlich.—A, B, C, células de largas expansiones; D, fibra aferente que daba colaterales á un ganglio.

ciones (correspondiente á las células vistas por nosotros), las cuales saldrían del ganglio con cordones comunicantes para terminar en definitiva en las vellosidades. Ambas categorías celulares poseerían un axon verdadero. Ignoramos cómo ha logrado diferenciarlo Dogiel, puesto que todas las ramas son las mismas y faltan aquí el carácter medulado y delgadez peculiares del axon de los corpúsculos cerebro-raquídeos (fig. 882).

También Kölliker dibuja una célula de largas radiaciones, entre las que distingue un axon, pero no aduce pruebas, toda vez que en la alu-

dida figura (1), á semejanza de las nuestras, no es posible percibir el menor rasgo distintivo entre las prolongaciones. Por su parte, La Villa, que ha trabajado con el azul de metileno, no ha logrado diferenciar una expansión funcional.

No negamos, sin embargo, en los ganglios de Meissner, células con axon ; afirmamos solamente que, siendo inaplicable el criterio morfoló-

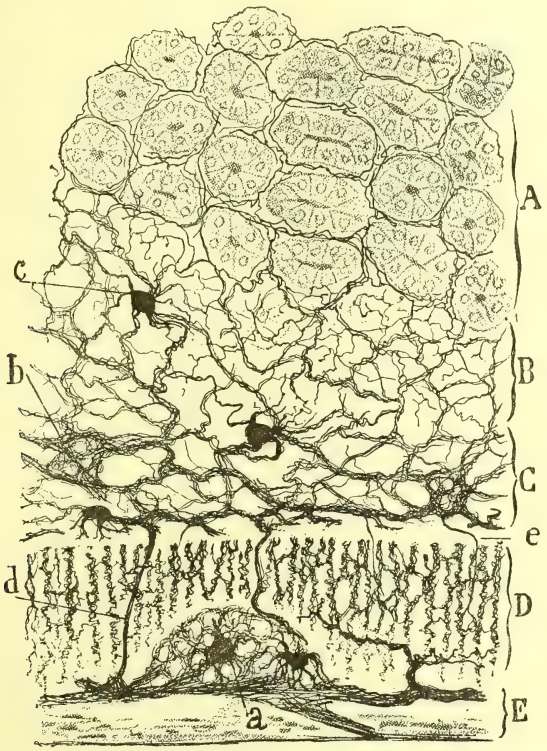


Fig. 883. — Corte longitudinal oblícuo de las paredes intestinales de un conejillo de Indias.— A, glándulas de Lieberkühn, cortadas de través; B, plexo nervioso que cubre los fondos de saco de estas glándulas; C, plexo de gruesos haces, en cuyos puntos de unión se ven los ganglios de Meissner; D, plexo muscular profundo visible casi de plano, gracias á la oblicuidad del corte (la transparencia del preparado no permite ver las fibras musculares transversales).— *a*, un ganglio de Auerbach; *b*, ganglios de Meissner; *c*, célula suelta del plexo de Meissner; *d*, ramo perforante grueso que junta los plexos de Meissner y Auerbach; *e*, ramo perforante fino que une el plexo muscular profundo y el de Meissner.

gico, no poseemos actualmente prueba alguna de su existencia, debiendo contentarnos con generalizar hipotéticamente á este dominio los hechos de estructura observados en el gran simpático general y plexo de Auerbach.

(1) *Kölliker:* Lehrbuch der Gewebelehre, 6 Aufl. Bd. 2, fig. 844.

Plexo periglandular. — Descrito por Drasch, Müller, Berkley y Dogiel, es uno de los que más fácilmente se coloran por el cromato argéntico en el conejo y conejillo de Indias de pocos días. Contiene hacecillos y células nerviosas.

Haces. — Brotan del plexo de Meissner, de cuyos manojos son continuación ; cruzan el estrato glandular paralelamente á las glándulas, y cambiando, en ángulo recto, sus fibras engendran un plexo de anchas mallas. De este plexo primario ó de gruesos manojos dimana otro, más

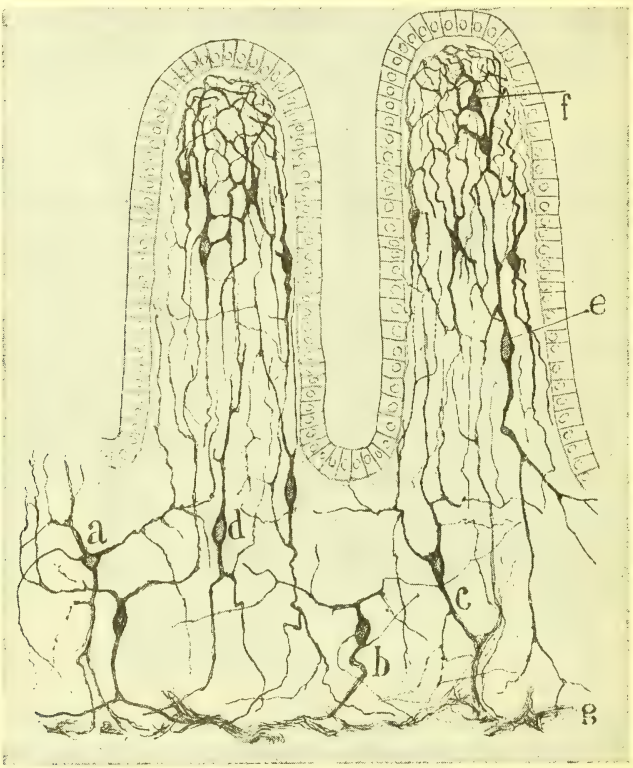


Fig. 884.—Células nerviosas del plexo periglandular y vellosidades del intestino del conejo de Indias.

fino y tupido, compuesto, ya de fibrillas sueltas, ya de delgados hacecillos, el cual rodea completamente cada glándula de Lieberkühn. De él se desprenden muchos filamentos que acaban libremente sobre las células glandulares, pero sin penetrar entre ellas. Semejante disposición se aprecia muy bien en los cortes transversales de las glándulas de Lieberkühn, según puede notarse en la figura 883, A, donde se ve un plexo de fibras finas en contacto con la cara exterior de los elementos glandulares.

Cuando tales cortes pasan inmediatamente por debajo de los fondos de

saco glandulares (fig. 883, B), se observa, en contacto con éstos, un plexo fino, irregular, algo más rico que el situado entre las glándulas. Una parte de las fibras de este plexo termina probablemente en la *muscularis mucosæ*, que, por causa de su extrema delgadez, no aparece muy claramente en los pequeños mamíferos (conejillo de Indias y rata).

Células. — Indicadas por Drasch, se muestran con toda evidencia en algunos de nuestros preparados. Pertenecen al tipo de las intersticiales y residen junto á los hacecillos, á los que parecen superponerse, y también en los puntos de entrecruzamiento de los mismos. Son poco abundantes, si hemos de juzgar por nuestras impregnaciones.

Pueden distinguirse en fusiformes y triangulares ó estrellados.

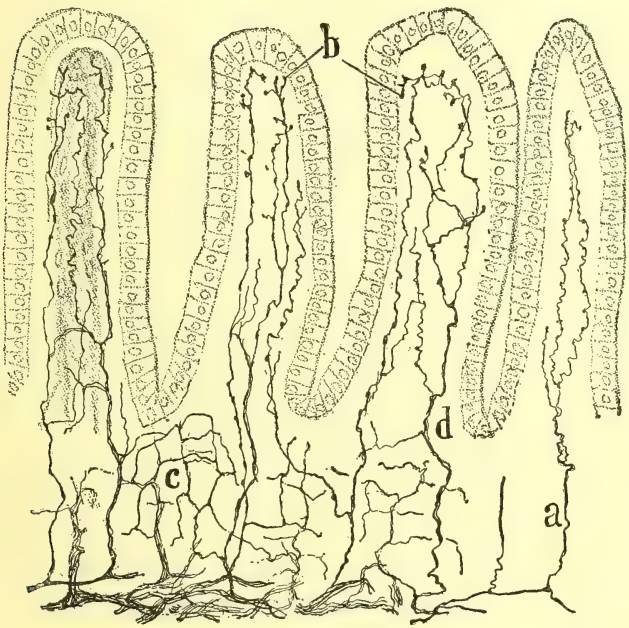


Fig. 885. — Plexos periglandular é intravilloso del intestino del ratón de pocos días. — *a*, filamento ascendente nacido de un haz del plexo de Meissner; *b*, terminaciones libres á favor de una varicosidad.

Los *fusiformes* nos han parecido ser los más abundantes; poseen expansiones ascendente y descendente. La descendente se resuelve en dos ó más ramas divergentes, que se pierden, por lo común, en el plexo de Meissner, no sin haberse enlazado con trabéculas del plexo periglandular ; la ascendente suministra fibras para el plexo glandular, pero las ramas principales suelen penetrar en las vellosidades, para incorporarse al plexo intravilloso (fig. 884, *b*, *d*).

Las *células triangulares* y estrelladas (fig. 884, *a*), yacen cerca del plexo de Meissner, aunque sin abandonar los intersticios glandulares. De

su cuerpo brotan tres ó más prolongaciones que se ramifican y pierden en el plexo peri-glandular, salvo alguna ó algunas descendentes que pueden ganar el plexo de Meissner.

Las prolongaciones de todas estas células se distinguen de las de los corpúsculos de Meissner por teñirse en café en vez de negro, y por ser relativamente lisas. A cierta distancia, pueden descomponerse en verdaderos hacecillos, como se veía en las células *a*, *b* y *c* de la fig. 884.

No hemos podido determinar con todo rigor el modo de terminación de dichas expansiones. La impresión general que produce el estudio de su curso es que refuerzan las trabéculas de los plexos de Meissner, peri-glandular é intravilloso, terminándose principalmente en las glándulas de Lieberkühn y en las fibras musculares de la vellosidad.

Plexo de las vellosidades. — En el espesor de las vellosidades reside un plexo nervioso provisto de corpúsculos ganglionares, que fué bien descrito, por lo menos en cuanto á sus rasgos esenciales, por Drasch. Nuestros trabajos, así como los de Müller y Berkley, han impulsado algo el conocimiento de la inervación de las vellosidades, aunque no resuelto todos los problemas relativos al modo de terminación de las fibras nerviosas. Como en los demás plexos, deben distinguirse aquí dos factores constitutivos : las fibras nerviosas y las células.

a) Fibras y hacecillos nerviosos. — Se tiñen con relativa facilidad, pudiendo estudiarse muy completamente en las pequeñas vellosidades de la rata y ratón. Desde luego, puede afirmarse que en la vellosidad existen dos sistemas de fibras nerviosas : las emanadas del plexo de Meissner y las derivadas de células ganglionares autóctonas.

Manojos llegados del plexo de Meissner. — Son estos muy numerosos, y en la inmensa mayoría de los casos, los únicos que resultan impregnados. Por tal razón, aparecen casi exclusivamente descritos en los trabajos de Müller y Berkley. Comienzan por ser manojos (á veces simples fibras), relativamente espesos, desprendidos de la porción más próxima del plexo de Meissner (fig. 885, *a*) ; ascienden en seguida de un modo flexuoso por entre las glándulas, á las que abandonan alguna colateral, y penetran en el espesor de la vellosidad, donde se van separando los filamentos que contienen. Estos ramitos, después de alguna ramificación y de cambiar á menudo de posición dentro de la vellosidad, acaban, como han mencionado Müller y Berkley, á favor de una varicosidad libre, situada en lo alto, no lejos del epitelio. Pero algunas ramas, aunque escasas, se terminan también libremente dentro de la vellosidad y á diferentes alturas (fig. 885, *b*).

Examinando atentamente dichas ramitas terminales, nos hemos plenamente convencido de que no se trata de fibras sensitivas, sino de nervios motores, por cuanto yacen aplicados en todo su itinerario á los corpúsculos musculares y paquete vascular intravilloso, y se apartan constan-

temente del epitelio, con el que no parecen mantener relación de contacto. En los casos en que, por retracción del paquete vásculo-muscular intravilloso, el epitelio queda á gran distancia de éste, las fibras nerviosas siguen el movimiento de retracción, adosándose á los vasos y fibras lisas de la vellosidad ; fibras lisas que, en el conejo y conejo de Indias, son bastante abundantes, constituyendo un plano subepitelial espeso.

b) *Células.* — Mencionadas por Drasch, son las más difíciles de impregnar de todos los corpúsculos ganglionares del intestino.

Las células yacentes en lo alto de la vellosidad afectan alguna vez forma esférica, pero más á menudo triangular ó estrellada (fig. 884, *f*); sus brazos, en número de tres ó más, marchan, ya ascendiendo, ya descendiendo, se ramifican repetidas veces, y enlazándose con las emanadas de vecinos corpúsculos, constituyen una red (probablemente aparente), muy espesa superpuesta al paquete vasculo-muscular.

Los elementos emplazados en las regiones medias ó inferiores de la vellosidad poseen figura en huso (fig. 884, *e*), y se prolongan en dos expansiones polares, ascendente y descendente. La ascendente se ramifica prontamente, incorporándose al tupido plexo de lo alto de la vellosidad; la descendente no tarda en bifurcarse, y sus ramos, más ó menos ramificados, pueden llegar hasta los plexos de Meissner y periglandular.

Todas estas fibras, aparentemente anastomosadas, constituyen un plexo muy rico, que se superpone y refuerza probablemente al que, procedente del de Meissner, ingresa en la vellosidad ; y decimos *probablemente*, porque jamás hemos visto teñidas á un tiempo ambas especies de fibras nerviosas : cuando el plexo intravilloso, continuado con el de Meissner, se impregna (caso extraordinariamente común), no se tiñen las células ni sus expansiones, y al revés, cuando se impregnan las células, aquél no se colora.

De los apéndices celulares ó del plexo complicado que sus enlaces generan, proceden hebras independientes, que acaso se terminen libremente en el paquete vasculo-muscular. Tampoco hemos logrado sorprender en estas fibrillas ninguna terminación intra ó sub-epitelial.

Plexos y ganglios cardíacos. — El corazón de los mamíferos posee, como el intestino, ganglios simpáticos propios (ganglio de Remak, de Bidder, etc.), cuya estructura, según las investigaciones de Dogiel, coincide con la de la cadena simpática general.

En los batracios y reptiles, tales ganglios existen asimismo, aunque modificados y simplificados. El hecho más curioso de organización de estos focos, descubierto hace mucho tiempo por Beale y Arnold, es la presencia en ellos de células monopolares, semejantes á las ganglionares raquídeas, en torno de las cuales se ramifica y termina, formando nido nervioso, una fibra aferente de curso preterminal espiróideo. Las observaciones de Arnold y Ehrlich, y sobre todo las de Retzius y Smirnow, pro-

baron que la fibra nerviosa aferente, que marcha en espiral alrededor de la expansión de la célula monopolar, representa la porción terminal de un tubo medulado, probablemente de origen cerebro-raquídeo y homólogo por tanto (conforme sostiene atinadamente Kölliker) de las fibras preganglionicas de Langley. El tubo nervioso, del cual procede el filamento espiral, suministra también, según hace notar Retzius, ramos análogos repartidos en otras tantas células ganglionicas. En cuanto á la expansión principal de la célula, mantiene su aspecto liso enteramente semejante al de las fibras de Remak, y se divide y subdivide para acabar en definitiva en los plexos nerviosos cardíacos terminales.

¿Cómo se terminan las fibras simpáticas nacidas en los ganglios cardíacos de los mamíferos? Se han vertido muchas opiniones, todas hipotéticas, sobre este punto : quiénes, como Ranvier, admiten que los últimos ramúsculos nerviososos ensartan el eje de la célula contráctil atravesándola de parte á parte ; quiénes, como Krause, suponen la existencia de verdaderas placas motrices á semejanza de las de los músculos estriados comunes, etc. Nuestras observaciones, ejecutadas primeramente con el método de Ehrlich y después con el de Golgi (1891), resuelven, á nuestro modo de ver, definitivamente este punto, demostrando que las fibras de Remak se comportan en el corazón lo mismo que en los músculos lisos. «Los hacecillos de fibras nerviosas, decíamos (1) en uno de nuestros trabajos, marchan por entre los paquetes de células musculares, constituyendo un plexo al nivel de cuyos nudos las fibrillas se disocian, volviéndose á juntar y limitando mallas donde se albergan grupos de fibras musculares. Por último, los hilos elementales se hacen independientes, se ramifican muchas veces sin anastomosarse nunca y acaban por ramas delgadas y fuertemente varicosas. Cada célula muscular puede recibir una ó varias ramitas de terminación, casi siempre flexuosas y dirigidas en el sentido del eje de las células». En otro trabajo anterior concerniente al corazón de los batracios y reptiles (2), habíamos hecho notar también que las fibras simpáticas se terminan como en los músculos de fibra lisa, engendrando arborizaciones paralelas á las células contráctiles y apoyadas sobre la membrana de éstas.

Por lo demás, plexos terminales semejantes á los citados han hallado también Retzius (3) en el corazón de la rana y del ratón, y Berkley (4)

(1) *S. Ramón Cajal* : Terminaciones nerviosas en el corazón de los mamíferos. *Gac. sanitaria de Barcelona.* Abril, 1891.

(2) *S. R. Cajal* : Terminaciones nerviosas en el corazón de los reptiles y batracios. *Gac. sanit. de Barcelona*, n.° 12, 1890.

(3) *Retzius* : Zur Kenntniss der motorischen Nervenendigungen, &. *Biol. Unters.* Bd. III, 1892.

(4) *Berkley* : On complex Terminations and ganglion Cells in the muscular Tissue of the Heart Ventricle. *Anat. Anzeiger.* Bd. 9, 1893.

en el ratón y rata. Este último autor describe, además, la presencia de ciertas células nerviosas bipolares y multipolares, cuyas expansiones colaborarían á la formación de los susodichos plexos terminales. Verosímilmente, tales corpúsculos representan nuestras *células intersticiales* del páncreas é intestino.

Plexos nerviosos perivasculares.—Ya en otra ocasión (véanse terminaciones sensitivas) hemos referido las arborizaciones sensitivas de la endoarteria halladas por Dogiel en los grandes vasos. Pero las arterias y las venas poseen también un sistema motor ó centrífugo constituído por dos órdenes de fibras. *a*) *Conductores simpáticos* procedentes de los ganglios de la cadena general. Representan fibras de Remak que, después de acompañar cierto trecho á los cordones nerviosos cerebro-raquídeos, se hacen independientes de éstos, se adosan á los vasos y engendran, llegadas que son á las arterias vasculares, una ramificación delicada de hebras flexuosas, varicosas, preferentemente transversales y acabadas sobre las fibras lisas. Estas ramificaciones han sido bien descritas por Retzius (1) en las arterias de la tela coroidea (azul de metileno) y en las del bazo (método de Golgi), así como por L. Sala (2), Dogiel y Van Gehuchten en diversos órganos. *b*) *Células intersticiales.*—Halladas primeramente por nosotros y Cl. Sala (3) en los vasos del páncreas, han sido confirmadas y mejor estudiadas por Retzius. Afectan figura esférica de huso ó triangular y extienden sus expansiones por fuera de la arteria, complicando con sus ramificaciones terminales el plexo nervioso antes citado.

Plexos glandulares terminales.—Todas ó casi todas las glándulas poseen, á la manera de las intestinales, plexos nerviosos terminales formadas por fibras de Remak emanadas de ganglios simpáticos especiales, así como por elementos fusiformes ó estrelladas, del tipo intersticial antes descrito.

Elementos intersticiales.—En la fig. 886, B, C, presentamos algunos elementos de este género tomados del páncreas del conejo. Adviértase su figura, preferentemente triangular, sus varias expansiones divergentes, varicosas y notablemente ramificadas, entre las cuales no es posible diferenciar con seguridad las dos especies de expansiones de los corpúsculos de la cadena gangliónica simpática. Tales elementos yacen, según aparece en la fig. 886, C, intercalados á los *acinis* glandulares, entre los cuales engendran un plexo complicado que se adiciona al constituído por los axones de Remak, llegados de ganglios simpáticos vecinos. Por lo demás, tales elementos intersticiales corresponden quizás á ciertos cor-

(1) *Retzius*: *Biol. Unters Neue Folge.* Bd. III, 1892.

(2) *L. Sala*: Sulla fina Anat. dei gangli del simpatico. *Mon. zool. ital.* Anno II, 1892.

(3) *S. R. Cajal y Cl. Sala Pons*: Terminación de los nervios, etc., en el páncreas de los vertebrados. Diciembre 1891.

púsculos, hace tiempo observados por Krause en los preparados comunes y acaso también á ciertos espesamientos nucleados señalados por Fusari y Panascci en las glándulas serosas de la lengua.

Plexo nervioso terminal.—El conjunto de las fibras simpáticas llegadas á las glándulas, forma constantemente un plexo de finos hacecillos situados en los intersticios conectivos. Las fibras nerviosas carecen de mielina, ostentan abultamientos varicosos y marchan á menudo flexuosas, dicotomizándose repetidamente, sobre todo, en los puntos en que un tabique ó espacio interacinoso se comunica con otros.

En cuanto al modo de determinación, desconocido ó poco menos por los anatómicos que emplearon los métodos antiguos (por ejemplo, el clo-

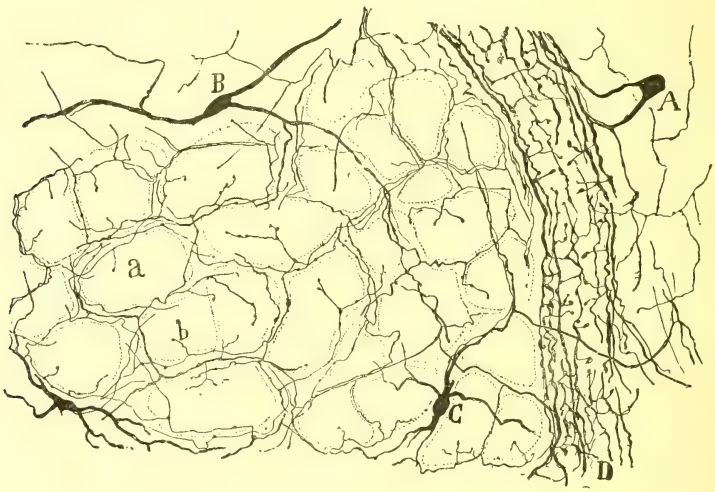


Fig. 886.—Plexo nervioso terminal del páncreas.—A, célula nerviosa perivascular; B, C, células intersticiales; *a*, *b*, ramillas terminales situadas entre las células epitélicas.

ruro de oro usado por Ranvier, tiene el grave inconveniente de colorear casi con igual intensidad, las fibras nerviosas que las células glandulares), ha sido esclarecido por los autores que se han servido de los métodos de Ehrlich y Golgi, tales como: Retzius (1), que ha coloreado las terminaciones nerviosas de las glándulas serosas y salivales del riñón del conejo; Arnstein (2) y Cuccati (3) que han aplicado, respectivamente, dicha coloración á las glándulas sudoríparas y al pulmón; nosotros (4) que im-

(1) *Retzius:* Ueber Drüsennerven. *Biologiska Foreningens Forhanlingar*. Bd. I. 1888.

— Véase también: *Biol. Untersuchungen*. Bd. III. 1892.

(2) *Arnstein*: Ueber die Nerven der Schweifsdrüsen. *Anat. Anzeiger*, 1889.

(3) *Cuccatti*: Intorno al modo onde i nervi si distribuiscono e terminano nei polmoni, etc. *Inter. Monatschr. f. Anat. und Pphysiol.* Bd. II. 1889.

(4) *Ramón y Cajal*: Nuevas aplicaciones del método de Golgi. 1889.

pregnamos con el método de Golgi las fibras nerviosas de la glándula submaxilar; Fusari y Panascci (1) que han utilizado el cromato argéntico en las glándulas serosas de la lengua ; Riese (2) que se ha servido de este proceder en el estudio del ovario; en fin, de nosotros y C. Sala, que logramos impregnar las terminaciones nerviosas del páncreas. Citemos aún los trabajos de G. Marinesco (3), quien acertó á colorear los nervios de las glándulas linguales; los de Dogiel (4), que estudió los plexos terminales de las glándulas lagrimales y supra-renales; los de Berkley (5), que versaron sobre las terminaciones en el pulmón; los de Falcone (6), sobre terminaciones en el testículo, etc.

Con ligeras variantes, casi todos los mencionados sabios anuncian la misma fórmula de terminación nerviosa. Después de numerosas dicotomías en que se pierde la individualidad de la fibra simpática, las ramillas resultantes se acercan á los acinis glandulares, perforan la membrana basal y extienden sobre las células epitélicas fino plexo terminal, cuyos ramúsculos varicosos y delicados entran en contacto con la cara externa de estos elementos. De semejante plexo periacinoso finísimo, procederían también, en ciertos casos (Fusari, Cajal y Cl. Sala, Arnstein, Dogiel, etc.), ramúsculos radiados que, traspasando el contorno de la vesícula, acabarían en el cemento interepitelial ó sea entre dos corpúsculos secretores.

Consideraciones fisiológicas.—En armonía con el esquema fisiológico de Langley, podemos considerar el gran simpático como un sistema exclusivamente motor subordinado á la médula espinal y destinado á coordinar los movimientos automáticos del intestino, de los vasos, de los conductos excretores, de las glándulas, de los *arrectores pilorum*, etcétera. En él, como en todo aparato reflejo, es preciso admitir dos vías : una sensitiva ó centrípeta, otra motriz ó centrífuga.

Vía sensitiva.—Mientras no se descubran neuronas autóctonas positivamente sensitivas en la cadena simpática general y en el intestino, corazón, glándulas y vasos, no hay más remedio que admitir con Kölliker

(1) *Fusari e Panascci*: Sulle terminazioni nervose nella mucosa e nelle ghiandole sierose della lingua mammiferi. Torino, 1890.

(2) *Riese*: Die feinsten Nervenfasen und ihre Endigungen ins Ovarium der Säugethiere und des Menschen. *Anat. Anzeiger*. núm. 14, 1891.

(3) *Marinesco:* Ueber die Innervation der Drüssen der Zungenbasis. *Verhandl. d. Pphysiol. Gesellsch. zu*. Berlín, Juni, 1891.

(4) *Dogiel:* Die Nervenendigungen in der Thränendrüse der Säugethiere. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 42.

— Die Nervenendigungen in der Nebennieren der Säugethiere. *Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil.* 1894.

(5) *Berkley:* The intrinsic Pulmonay Nerves, etc. *The Journal of Comparative Neurol.* Vol. III. sept. 1894.

(6) *Falcone:* Sulle terminazioni nervose nel testicolo. *Mon. zool. ital.* Anno V. Febrero, 1894.

que las corrientes aferentes marchan desde las mucosas á la médula espinal por intermedio de tubos de los ganglios raquídeos. Estas fibras están representadas por axones del pneumogástrico (corazón, estómago, híga-

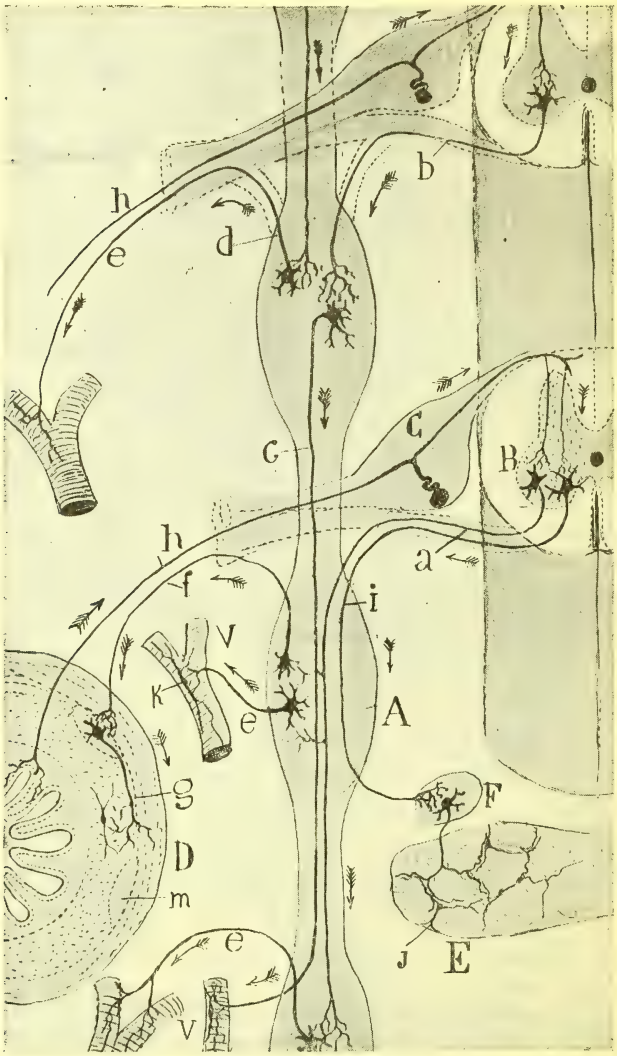


Fig. 887. — Esquema destinado á mostrar las vías sensitivas y motrices del gran simpático.—A, ganglio de la cadena simpática general ; B, asta anterior de la médula espinal ; C, ganglio sensitivo ; D, intestino delgado ; E, páncreas ; V, vasos sanguíneos ; *a*, fibras motrices medulo-simpáticas (preganglionicas de Langley) ; *b*, otra fibra análoga, pero terminada en un solo ganglio ; *c*, axon simpático que recorría dos ganglios ; *d*, axon simpático que se incorpora á un par raquídeo con el ramo comunicante gris ; *e*, axon simpático terminado en un vaso (fibra postganglionica de Langley) ; *f*, axon simpático terminado en el plexo de Auerbach del intestino ; *g*, célula motriz de los ganglios de Auerbach ; *h*, fibra sensitiva terminada en la mucosa intestinal ; J, célula intersticial glandular ; K, célula nerviosa perivascular.

do, etc.), de los nervios sensitivos raquídeos, del trigémino, etc. Llegado el impulso á la médula espinal, á un foco particular que no se ha fijado todavía con certeza (foco motor simpático), la corriente se convertiría en centrífuga (fig. 887, *h*).

Vías centrífugas.—Según dejamos consignado más atrás, las vías motrices simpáticas constan, en armonía con las ideas de Langley, de dos neuronas escalonadas : la *primera*, cuyo soma reside en la médula y cuyo axon se terminaría en los focos simpáticos, ya pertenezcan estos á la cadena general, ya á las glándulas ó al intestino (fibras *preganglionicas* de Langley); la *segunda*, ó simpática propiamente dicha, cuyo cuerpo yace en los susodichos ganglios y cuyo cilindro-eje se arborizaría terminándose en las fibras musculares del intestino, glándulas, vasos, etc.

Según esta concepción, el impulso motor marcharía, por tanto, á lo largo de dos neuronas, la segunda de las cuales tendría por misión especial el repartir sobre muchas fibras lisas la descarga surgida en la médula espinal (fig. 887, *a*, *b*, *c*, *d*).

Pero esta teoría, aplicable al mecanismo de acción de la cadena simpática general y á algunos ganglios viscerales (oftálmico, esfeno-palatino, solares, cardíacos, etc.), se nos antoja incompleta con relación al intestino, en donde, según todas las probabilidades, la cadena motriz se complica con dos neuronas más : la de los plexos de Auerbach y Meissner y la intersticial ó terminal. En nuestro sentir, la corriente motriz de la médula espinal, para actuar sobre las túnicas musculares del intestino, tendría que recorrer, según mostramos en el esquema adjunto, cuatro neuronas : 1.ª, medular ó preganglionica de Langley; 2.ª, simpática general ó post-ganglionica; 3.ª, célula motriz autóctona (*g*) de los focos de Meissner y de Auerbach; y 4.ª, la célula intersticial, aunque ésta, según dijimos más atrás, podría no estar interpuesta en la cadena, sino constituir un sistema coadyuvante y de refuerzo, cuyas descargas se sumarían á las de la tercera neurona, verdaderamente terminal. Ignoramos si esta fórmula es también aplicable al corazón y glándulas donde no faltan jamás, según hemos visto, las células intersticiales.

Contra la referida fórmula anatomo-fisiológica, pugnan las ideas de Dogiel (1). Como hemos indicado en diferentes lugares de este capítulo, Dogiel admite, tanto en el intestino, vejiga de la hiel, como en los ganglios de la cadena general, dos tipos celulares : el *motor* ó dendritas cortas, cuyo axon se terminaría en las fibras musculares lisas; y el *sensitivo*, ó de dendritas larguísimas y axon de asociación. Estos últimos elementos,

(1) *Dogiel* : Zur Frage uber den Ganglien des Darmgeflechte bei den Säugethieren. *Anatomischen Anzeiger.*, núm. 16, 1895.

— Zur Frage uber den feineren Bau des sympathischen Nervensystems bei den Säugethieren. *Arch. f. mitkros. Anat.*, Bd. 46.

— Zwei Arten sympathischen Nervenzellen. *Anat. Anzeiger.*, núm. 21, 1896.

mediante las dendritas arborizadas en las superficies sensibles de las mucosas, recogerían las impresiones sensitivas viscerales, y á favor del axon, que se terminaría en los focos simpáticos, tanto viscerales (Auerbach, Meissner, solares, vejiga de la hiel, etc.), como de la cadena general, dicho impulso sensitivo se propagaría por vía refleja á las neuronas simpáticas motrices. Habría, pues, según esto, dos vías aferentes, corta y larga, es decir, la representada por las fibras de los ganglios raquídeos y la formada por las dendritas del corpúsculo sensitivo simpático de Dogiel; así como dos vías motrices reflejas: la breve, constituída por la neurona centrífuga simpática y la vía combinada representada por esta neurona adicionada de la medular ó motriz de primer orden.

Esta concepción de Dogiel, no ha sido todavía confirmada. Para que pudiese ser admitida sin reservas, fuera preciso comprobar la singular morfología del corpúsculo simpático sensitivo del sabio ruso, y hasta hoy, según dejamos consignado mas atrás, ni La Villa, ni Kölliker, ni nosotros, hemos tenido esa fortuna.

FIN DEL TOMO SEGUNDO

ÍNDICE DE MATERIAS

DEL TOMO SEGUNDO

CAPÍTULO PRIMERO

Bulbo raquídeo... 1
Conformación exterior del mismo. 1

CAPÍTULO II

Conformación interior del bulbo..... 5
Idea general de la distribución de la substancia blanca y gris 5
Región de transición entre el bulbo y la médula..... 7
Cortes al nivel del cruce de las pirámides..... 8
Entrecruzamiento sensitivo.. 12
Oliva bulbar..... 18
Cortes que interesan la protuberancia..... 29

CAPÍTULO III

Textura de la médula oblongada..... 36
Leyes generales de la estructura del bulbo. Núcleo del hipogloso 36
Células motrices..... 38
Colaterales sensitivas..... 41

CAPÍTULO V

Nervio espinal..... 48
Porción medular ó ascendente..... 49
— bulbar 54

CAPITULO VI

Nervio vago y glosofaríngeo 58
Ganglios de origen de las porciones sensitivas..... 59
Rama periférica del glosofaríngeo y terminaciones gustativas.. 61
Terminación periférica del vago. 65
Raíz interna de los citados nervios..... 66

Vía central de los nervios vago y glosofaríngeo 75
Raíz motriz de estos nervios 76
Núcleo ambiguo 82

CAPÍTULO VII

Nervio acústico 89
Nervio vestibular, ganglio y porción periférica 89
Rama interna del vestibular 94
Ganglio de Deiters 98
G. de Bechterew 104

CAPÍTULO VIII

Nervio coclear 108
Ganglio espiral del caracol 109
Raíz ó porción interna del coclear 113
Ganglio ventral del coclear 120
— lateral 126
Vías acústicas centrales 129
Oliva superior 129
— accesoria superior 133
Núcleo del cuerpo trapezoide 138
— preolivar externo 146
— preolivar interno 149
Origen y curso de las fibras trapezoideas 150
Terminación de las mismas 154
Lemnisco lateral y sus ganglios 157
Consideraciones fisiológicas 159
Focos centrales del coclear en las aves 166

CAPÍTULO IX

Nervio facial 171
Porción motriz. Núcleo de origen 171
Conexiones sensitivas del 7.° par 178
Porción sensitiva del facial 180
Ganglio de Wrisberg y porción interna del nervio 181
Consideraciones fisiológicas 183

CAPÍTULO X

Motor ocular externo 185
Foco motor 185
Colaterales sensitivas 187
Consideraciones fisiológicas 188

CAPÍTULO XI

Nervio trigémino 190
Raíz sensitiva. Ganglio de Gaserio 190
Rama interna de la porción sensitiva 191

Substancia gelatinosa del trigémino 196
Raíz motriz ó nervio masticador 201
Núcleo principal 202
— accesorio ó descendente 207
Consideraciones fisiológicas 215

CAPÍTULO XII

Vías nerviosas y ganglios especiales del bulbo raquídeo 218
Vías exógenas. Vía piramidal 219
Cordón posterior 221
— de Burdach 224
Núcleo del cordón de Burdach 231
Cordón de Goll y su núcleo 234
Núcleos redondos y accesorios del cordón posterior 237
Vía cerebelosa ascendente 238

CAPÍTULO XIII

Prolongación bulbar del cordón anterior de la médula 242
Núcleo del cordón anterior 246
Foco de Roller 248
Oliva bulbar 250

CAPÍTULO XIV

Cordón lateral y sus ganglios 264
Núcleo del cordón lateral 268

CAPITULO XIV

Continuación de las vías y focos bulbares endógenos 274
Vía sensitiva central 274
Substancia reticular del bulbo 280

CAPITULO XV

Puente de Varolio 290
Células nerviosas 290
Fibras transversales 295
Vía piramidal y sus colaterales 297
Colaterales sensitivas 301

CAPITULO XVI

Cerebelo 309
Corteza cerebelosa 310
Células de Purkinje 311
Axon de estas células 320
Células estrelladas de la capa plexiforme 326

CAPITULO XVII

Continuación del cerebelo 337
Capa de los granos ó células enanas 337
Granos 338
Axon de estas células 341
Células grandes estrelladas 344
— estrelladas dislocadas 350
— de axon largo 353
Substancia blanca 357
Fibras musgosas 358
— trepadoras 364
Neuroglia del cerebelo 368

CAPITULO XVIII

Histología comparada de la corteza cerebelosa 372
Células de Purkinje en las aves, reptiles, batrácios y peces 374
— cesta 376
Granos 377
Células estrelladas de la capa de los granos 378
Fibras musgosas 378
— trepadoras 379
Neuroglia 380

CAPITULO XIX

Histogenesis del cerebelo 380
Zona de los gérmenes ó granos superficiales 383
Desarrollo de los granos 384
Evolución de las células de cesta 389
— — de Purkinje 393
— — grandes estrelladas 397
Desarrollo de las fibras centrípetas 399
Evolución de la neuroglia 404

CAPITULO XX

Ganglios cerebelosos centrales 406
Oliva cerebelosa 406
Fibras aferentes 410
Embolo 412
Ganglio del techo 413
Arborizaciones de fibras exógenas 416

CAPITULO XXI

Pedúnculos cerebelosos 418
Pedúnculo cerebeloso superior 418
Fascículo olivo-espinal 420
Vía olivo-rubro-talámica 425

Pedúnculo cerebeloso medio 429
— — inferior 432
Manojo vestíbulo-cerebeloso 437
Marcha de las corrientes en el cerebelo 439
Corriente sensitiva 442
— motriz voluntaria 444

CAPITULO XXII

CEREBRO MEDIO. TUBÉRCULOS CUADRIGÉMINOS 449
Tubérculo cuadrigémino posterior 450
Núcleo de este tubérculo 451
Corteza lateral 455
— superior ó principal 455
Terminaciones de la vía acústica ó lemnisco externo 463
Vía acústica central ó superior 467

CAPITULO XXIII

TUBÉRCULO CUADRIGÉMINO ANTERIOR 470
Capas del tubérculo cuadrigémino 471
Vía óptica ó aferente 476
— motriz ó refleja 481
Vía periependimal 486
Vías cortico-mesocefálicas 488

CAPITULO XXIV

EXTRUCTURA DEL LÓBULO ÓPTICO DE LOS VERTEBRADOS INFERIORES 490
Techo óptico de las aves 491
Lóbulo óptico de los reptiles 505
— — batracios 508
— — peces 510
Consideraciones generales sobre la extructura y fisiologismo del lóbulo óptico y tubérculo cuadrigémino 513

CAPITULO XXV

REGIÓN DE LA CALOTA Ó PORCIÓN INTERMEDIARIA DEL MESOCÉFALO 519
Núcleo del nervio patético 519
Células 520
Núcleo del motor ocular común 523
Células 523
Marcha de los axones 526
Colaterales sensitivas 527
Núcleo tegmental dorsal 532
Ganglio tegmental ventral 535
Núcleo central del rafe 536
— — superior 536
Substancia gris central inferior 539

CAPITULO XXVI

Continuación de la calota 541
Núcleo rojo 541
Fascículo de Monakow 543
Vías relacionadas con el núcleo rojo 544
Fascículo longitudinal posterior 547
Conductores ascendentes de éste 547
Fibras descendentes 550

CAPITULO XXVII

Ganglio interpeduncular. Substancia nigra. Tractus peduncularis transversus 555
Ganglio interpeduncular 555
Substantia nigra 561
Tractus peduncularis transversus 564

CAPITULO XXVIII

Tálamo óptico. Focos del tálamo 566
Piso superior del tálamo óptico 567
Cuerpo geniculado interno 569
Arborizaciones acústicas 574
Núcleo profundo ó de células grandes 580
— de la vía óptica 580
Foco supra-peduncular 580

CAPITULO XXIX

Sistema visual. Retina 582
Retina. Capas 583
Neuroglia retiniana 585
Zona pigmentaria 589
Capa de los conos y bastones 589
Caracteres de los bastoncitos 590
— de los conos 591
Zona de los cuerpos de las células visuales 592
Capa plexiforme externa 594
— de las células horizontales 596
Células bipolares 599
— amacrinas ó espongioblastos 601
Capa plexiforme interna 604
— de las células gangliónicas 604
— de las fibras del nervio óptico 607

CAPITULO XXX

Continuación de la retina. Retina de los vertebrados inferiores 609
Retina de las aves 609
— de los reptiles 619

Retina de los batracios ... 621
— de los peces ... 625
Foseta central de la retina ... 629
Histogenesis retiniana ... 633
Inducciones fisiológicas de la estructura retiniana ... 638
Vía centrípeta ó principal ... 641
Vías horizontales intra-retinianas ... 643
Corrientes centrífugas ... 644

CAPITULO XXXI

Nervios ópticos, kiasma y cintas ópticas ... 646
Nervio óptico ... 646
Kiasma en los animales de campo visual común ... 647
Fibras cruzadas ... 649
— directas ... 649
— bifurcadas ... 650
Kiasma en los vertebrados inferiores ... 652
Cinta óptica ... 653
Teoría de los entrecruzamientos ... 653

CAPITULO XXXII

Cuerpo geniculado externo y pulvinar ... 658
Cuerpo geniculado externo ... 658
Fibras ópticas ó aferentes ... 659
Células nerviosas ... 664
Radiación de Gratiolet ... 666
Foco de la cinta óptica ... 668
Pulvinar ... 669

CAPITULO XXXIII

Continuación del tálamo ... 670
Núcleo sensitivo y terminación de la vía sensitiva central ... 670
Fibras de origen cerebral ... 674
Células nerviosas ... 675
Foco semilunar ó accesorio anterior del núcleo sensitivo ... 677
Fibras aferentes ... 678
— cerebrales ó centrífugas ... 679
Células ... 680
Foco accesorio ó semilunar posterior ... 680
Fibras aferentes ... 680
Células ... 681
Foco rayado ... 682
Núcleo talámico posterior ... 683

CAPITULO XXXIII

Continuación del tálamo ... 685
Ganglio angular ó de grandes células ... 685
Fibras aferentes ... 686

Células 687
Ganglio dorsal..... 687
Fibras aferentes 688
Células..... 690
Ganglio de la habénula 691
Células..... 692
Fibras sensoriales ó centrípetas..... 696
Comisura interhabenular 699
Vía centrífuga..... 701
Núcleos internos ó comisurales..... 701
Núcleo supero-interno. 703
— superior del rafe... 703
Foco romboidal..... 706
— triangular ó mediano 707
Núcleo comisural interdorsal... 710
Focos de la región talámica superior del hombre..... 710
Centro mediano de Luys..... 711
Núcleo interno de Burdach..... 711
— arqueado..... 711

CAPITULO XXXIV

Núcleos de la región subtalámica..... 713
Cuerpo de Luys..... 713
Células..... 715
Fibras aferentes..... 715
Zona incerta y su foco..... 719
Cordón lenticular de Forel..... 723
Curso y terminación..... 726
Núcleo de la *stria thalami*.. 731
— subventricular. 731
Cuerpo mamilar..... 731
Núcleo mamilar interno 732
— externo..... 734
Vías del cuerpo mamilar..... 735
Pedúnculo mamilar..... 736
Origen de este cordón 738
Terminación del mismo..... 740
Pilares del fornix..... 743
Vía eferente ó centrípeto-centrífuga 745
Tuber cinereum..... 749
Ganglio principal ó anterior... 749
Foco posterior..... 753
— superior..... 754
Ganglio perikiasmático ó tangencial..... 756

CAPITULO XXXV

Apéndices del entrecerebro... 758
Glándula pineal..... 758
Sus terminaciones nerviosas..... 760
Hipófisis ó cuerpo pituitario. 761

Estructura del lóbulo nervioso 761
Sus terminaciones nerviosas 762
Lóbulo glandular 764
Comisuras talámicas 765
Comisura posterior 765
— de Forel 768
— de Meynert 768
Corrientes nerviosas exógenas del entrecerebro 770
Láminas medulares del tálamo 771
Pedúnculo cerebral 771
Síntesis anatomofisiológica del tálamo óptico 774
Focos de la región talámica superior ó sensoriales 774
— subtalámicos ó motores reflejos 775

CAPITULO XXXVI

CUERPO ESTRIADO 777
Estructura general del cuerpo estriado 777
Células 778
Fibras nerviosas 782
Focos del cuerpo estriado 786
Cuerpo estriado de los vertebrados inferiores 788

CAPITULO XXXVII

PLAN GENERAL DE ESTRUCTURA DE LA CORTEZA CEREBRAL 792
Capas de la corteza 793
1.° Capa plexiforme 794
Células de axon corto de esta capa 796
Grandes células especiales ú horizontales 799
2.° Capa segunda ó de las pequeñas pirámides 805
Pirámides 805
Células de axon corto 808
— de Martinotti 815
3.° Capa de las medianas y grandes pirámides 816
Textura de las pirámides cerebrales. Neurofibrillas 816
Vacuolas de Holmgren 821
Células de axon corto 826
4.° Capa de las células pequeñas estrelladas y piramidales 831
5.° Capa de las células piramidales grandes profundas 836
6.° Zona de las pirámides medianas y corpúsculos triangulares 839
Fibras y plexos nerviosos de la corteza cerebral 842
— exógenas 843
— de asociación 845
— colaterales de la substancia blanca 845
— callosas 845
— endógenas 848
Plexos medulados de la substancia gris 849
Neuroglia de la corteza cerebral 852
Conexiones de los elementos de la corteza gris 855
Apuntes históricos sobre la estructura de la corteza 859

CAPITULO XXXVIII

CORTEZA REGIONAL 865
Corteza visual 866
Zonas de esta corteza 868
Fibras visuales ó centrípetas 879
— eferentes 882

CAPITULO XXXIX

CORTEZA ACÚSTICA 885
Lugar cortical de la audición 885
Capas de esta corteza 887
Plexos y fibras centrípetas 895
Corteza acústica de los mamíferos 898
Corteza de la ínsula de Reil 901

CAPITULO XL

CORTEZA SENSITIVO-MOTRIZ 903
Localización fisiológica 903
Estructura comparada de las circunvoluciones principales motrices 903
Capas de la circunvolución frontal ascendente 906
Plexo sensitivo 907
Corteza motriz de otros mamíferos 912

CAPITULO XLI

CORTEZA OLFATIVA 913
Mucosa olfativa 913
Bulbo olfatorio 915
Capas del bulbo 916
Fibras eferentes 929
Bulbo olfativo de los vertebrados inferiores 939

CAPITULO XLII

ESTACIONES OLFATIVAS SECUNDARIAS 941
Raíz olfativa externa 941
Estructura de la corteza frontal subyacente á la raíz externa 941
Estructura de la circunvolución del hipocampo y lóbulo piriforme 947
Región olfativa externa de esta circunvolución 952
— del subículo 965
— presubicular 970
Porción externa ó fisural del hipocampo 972
Corteza esfenoidal superior ó caudal 972

CAPITULO XLIII

VÍAS NACIDAS DE LA CORTEZA ESFENOIDAL 983
Comisura anterior 983

Vía motriz ó de proyección de la corteza esfenoidal 988
— asociativa sagital 991
Raiz olfativa superior y su foco terminal 992
Tubérculo olfativo 993

CAPITULO XLIV

Focos olfativos cuaternarios ó asta de Ammon y fascia dentata 999
Asta de Ammon 999
Capas del asta 1000
Fascia dentata 1014
Vías aferentes y eferentes del asta de Ammon y fascia dentata 1027
Vías esfeno-amónicas ú olfativas terciarias 1028
Cordón angular ó vía esfeno-amónica cruzada 1029
Sistema de las fibras esfeno-amónicas directas 1033
Corriente esfeno-amónica alvear 1041

CAPITULO XLV

Vías aferentes y ganglios subordinados al asta de Ammon 1043
Pilares anteriores del trígono 1043
Psalterio ventral ó comisura inter-amónica 1046
Colaterales de la fimbria y pilares anteriores 1049
Septum lucidum 1050
Foco principal de éste 1051
— medio 1053
— triangular é intersticiales 1054
Fibras aferentes 1055
Vía sensitiva ó ascendente 1060
Fibras descendentes 1062
Cordón del tuber cinereum 1062
Vía centrípeta lateral del septo 1064
Colaterales de la *thenia semicircularis* 1065

CAPITULO XLVI

Corteza interhemisférica y gyrus fornicatus. Cíngulo 1066
Corteza interhemisférica en el hombre 1066
— en los mamíferos 1067
Capas 1069
Ganglio precalloso 1072
Foco arqueado 1073
Cíngulo y substancia blanca del *gyrus fornicatus* 1075
Estrías longitudinales ó supracallosas 1081
Origen de la estría interna 1082
Estrías laterales 1086
Fasciola cinerea 1086
Corteza infero-interna del lóbulo frontal 1086
Corteza de asociación 1087

CAPITULO XLVI

Estructura comparada de la corteza cerebral... 1089
Corteza de los pequeños mamíferos... 1090
Regiones de asociación de estos vertebrados... 1094
Corteza cerebral de las aves... 1095
— cerebral de los reptiles... 1099
— cerebral de los batracios... 1105
— de los peces... 1109

CAPITULO XLVII

Histogenesis de la corteza cerebral... 1110
Fases primeras en los roedores... 1110
— histogénicas en el feto humano... 1111
Diferenciación morfológica de las neuronas... 1112
— estructural... 1115
Desarrollo de la neuroglia... 1118
Paralelismo de las evoluciones filogénica y ontogénica... 1119

CAPITULO XLVIII

Consideraciones anatomo-fisiológicas sobre el cerebro... 1121
Teorías anatómicas del cerebro... 1121
Teoría de Flechsig... 1121
— de Monakow... 1126
Nuestra conjetura... 1127
Postulados fisiológicos implicados por la organización de los centros y vías cerebrales... 1138
Conjeturas histológicas sobre el mecanismo del sueño, asociación, fatiga, memoria, olvido, adaptación funcional, etc... 1141
Hipótesis de Duval... 1141
Alteraciones normales y patológicas de las neurofibrillas... 1147
Hipótesis de Tanzi... 1149
Nuestra conjetura sobre el crecimiento perfeccionador de las conexiones... 1150

CAPITULO XLIX

Ganglios del gran simpático... 1153
Ganglios simpáticos intervertebrales... 1153
Células... 1155
Fibras simpáticas... 1162
— aferentes ó motrices... 1164
— sensitivas... 1167
Ganglios simpáticos, periféricos viscerales... 1168
Plexo de Auerbach... 1168
Terminaciones nerviosas en las túnicas musculares del intestino... 1178
Plexo muscular profundo... 1180
— de Meissner... 1181

Plexo periglandular 1186
— de las vellosidades 1188
Plexos y ganglios cardíacos 1189
— perivasculares 1191
— glandulares 1191
Consideraciones fisiológicas 1193

ADVERTENCIA FINAL

Por consecuencia del tiempo transcurrido durante la impresión de este segundo tomo, advertirá el lector que, las opiniones vertidas en los primeros cuadernos, aparecen en los últimos (por consecuencia de nuevas y más profundas investigaciones), notablemente ampliadas y aun modificadas en más de un punto. El lector, naturalmente, deberá atenerse á la doctrina más modernamente expuesta.

Puesto que cada cuaderno de dicho volumen constituye, en realidad, una monografía donde se comprenden hechos de observación no siempre consignados en la *Revista trimestral*, conviene hacer constar las fechas de publicación.

El cuarto fascículo donde se estudia la *estructura del bulbo raquídeo* y *los orígenes de los nervios craneales*, vió la luz en diciembre de 1900; el quinto, que contiene *las vías y focos intrínsecos del bulbo*, *la estructura de la protuberancia*, *el cerebelo*, *los ganglios cerebelosos y la histogenesis cerebelosa*, apareció en diciembre de 1901; el sexto, donde se comprende la *estructura del cerebro medio*, *la retina y los focos talámicos geniculado externo*, *sensitivos*, *semilunares ó accesorio de éste*, *angular y dorsal*, vió la luz en diciembre de 1902, y, finalmente, el voluminoso cuaderno séptimo, comprensivo del *resto del tálamo*, *cuerpo estriado*, *cerebro y gran simpático*, acabó de imprimirse en febrero de 1904.

Algunas erratas se han deslizado, que el buen juicio del lector subsanará. Entre ellas, contamos algunos descuidos en la numeración de los capítulos, aunque sin alteración del orden de la paginación.